ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 66
4
АПРЕЛЬ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1981

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *О. В. Олендская* и *С. И. Семиглазова*

Сдано в набор 08.01.81. Подписано к печати 19.03.81. М-19994. Формат бумаги 70×108 1/16.
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 10+4 вкл. (1/2 печ. л.)=
= 14.70 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15.90. Тираж 2727. Тип. зак. 21.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 582.89

М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков

МАТЕРИАЛЫ К СИСТЕМАТИКЕ *KORSHINSKYA, PHYSOSPERMUM, ASTOMATOPSIS* И БЛИЗКИХ РОДОВ *UMBELLIFERAE — SMYRNIEAE* S. STR.

M. G. PIMENOV, E. V. KLUYKOV. A CONTRIBUTION TO THE TAXONOMY OF THE GENERA *KORSHINSKYA, PHYSOSPERMUM, ASTOMATOPSIS*, AND THE RELATED GENERA OF THE *UMBELLIFERAE — SMYRNIEAE* S. STR.

Проведен таксономический анализ родов зонтичных, близких к роду *Physospermum*, с использованием методов кластерного анализа и нумерической кладистики. В основе анализа лежит описание видов этих родов по совокупности 23 признаков. Показано, что *Scaligeria kopetdaghensis* (*Physospermum kopetdaghense*) относится к роду *Korshinskya*, а *Astomatopsis galiocarpa* — к роду *Astoma*. Эндемичный для Гиссарского хребта своеобразный вид *Physospermum denaense* выделен в особый род *Sphaerosciadium*.

Общая характеристика группы

Авторы данной работы пришли к необходимости критического анализа таксонов зонтичных, близких к роду *Physospermum* Cuss., столкнувшись со сложными проблемами классификации среднеазиатских видов, которые в настоящее время относятся к родам *Physospermum*, *Astomatopsis* Korov. и *Korshinskya* Lipsky, а один вид (*Physospermum kopetdaghense* Korov.) занимает неясное положение, так как его относят то к *Physospermum*, то к *Scaligeria* DC. Большая часть этих видов относится к группе геофильных эфемероидов, поэтому настоящая работа тесно связана с нашими ранее выполненными исследованиями по разграничению родов геофильных ортоспермных зонтичных трибы *Apieae* — *Elaeosticta* Fenzl, *Galagania* Lipsky, *Bunium* L. и *Hymenolyma* Korov. (Пименов и др., 1981). В предлагаемой статье, которую мы рассматриваем как продолжение предыдущей, использован тот же подход и к выбору таксономических признаков, и к обработке данных методами многомерной статистики. В дополнение к методам кластерного анализа и главных компонент в данной работе мы обработали тот же материал одним из методов нумерической кладистики (Sneath, Sokal, 1973; Roux et al., 1978), позволяющим построить схему эволюционных отношений таксонов.

Все рассматриваемые в статье таксоны, а также близкие к ним, но не встречающиеся в Средней Азии роды *Physospermum* s. str., *Astoma* DC. и *Scaligeria* принадлежат к трибе *Smyrnieae*. Эта триба в ее общепринятом понимании представляет собой таксон безусловно сборный. В Средней Азии представлены две группы *Smyrnieae* s. l., которые вполне обоснованно могут рассматриваться как самостоятельные трибы — одна, включающая род *Prangos* Lindl., а вторая — роды *Aulacospermum* Ledeb., *Hymenolaena* DC. и *Parasilaus* Leute. Таксоны, близкие к роду *Physospermum*, также образуют хорошо обособленную от предыдущих двух триб группу того же ранга. Для всех этих таксонов характерны округлые или яйцевидные двойчатые кампилоспермные плоды с узкой комиссурой

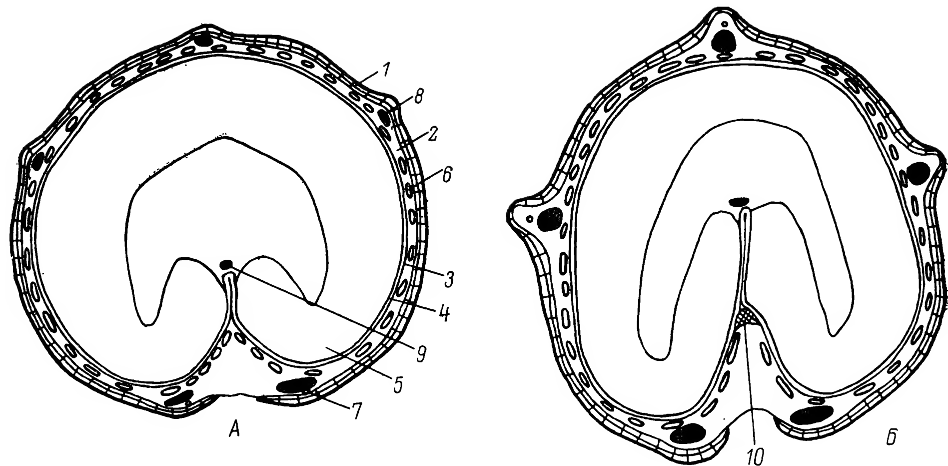


Рис. 1. Схемы поперечных срезов мерикарпиев *Smyrnium perfoliatum* (*А*, ×41, образец — Tel-Aviv) и *S. olusatrum* (*Б*, ×25, образец — Besancon, Françe).

1 — экзокарп (многослойный), *2* — мезокарп, *3* — эндокарп, *4* — семенная оболочка, *5* — эндосперм, *6* — ложбиночные и комиссуральные секреторные канальцы, *7* — реберные секреторные канальцы, *8* — реберные проводящие пучки, *9* — проводящий пучок фуникулуса, *10* — одревесневшие клетки эндокарпа.

и тонким перикарпом, лишенным как склерифицированных клеток, подобно плоду *Coriandreae*, так и аэрофоров, столь характерных для *Prangos*. Однако эту трибу (или подтрибу), которую можно было бы назвать *Physospermeae* (или *Physosperminae*), очень трудно отделить от рода *Smyrnium* L., типового в трибе *Smyrnieae*. Если *Prangos*, с одной стороны, и *Pleurospermeae*, с другой, имеют четкие карпологические отличия от *Smyrnium* и это находит подтверждение при анализе других морфологических признаков, то в строении плодов *Smyrnium* (рис. 1) и рассматриваемой нами группы, в том числе центрального в ней рода *Physospermum* (рис. 2), очень много принципиально сходных признаков. Одной из общих черт сходства является одинаковая форма плода, как у рода *Smyrnium*, так и у таксонов, близких к роду *Physospermum*.

Наиболее важные диагностические признаки плода типового вида рода *Smyrnium* — *S. perfoliatum* L. (рис. 1) — полное отсутствие зубцов чашечки; коротконические подстолбия, перетянутые под подстолбием мерикарпии; ребра, слабо заметные в нижней части мерикарпиев, а в верхней части отчетливо выступающие в виде узких валиков; многослойный экзокарп, представляющий собою эпидерму и гиподерму, состоящую из 4—5 слоев с сильно утолщенными (по типу пластинчатой колленхимы) тангентальными и менее утолщенными радиальными стенками; паренхиматический мезокарп; однослойный эндокарп из тонкостенных паренхиматических, вытянутых в тангентальном направлении клеток; однослойная семенная оболочка из крупных тонкостенных клеток; секреторные канальцы двух типов — циклические многочисленные, сравнительно мелкие, расположенные в мезокарпе к периферии от эндокарпа, и экстрафасцикулярные, расположенные к периферии от проводящих пучков; проводящие пучки краевых ребер в сравнении с остальными более крупные, все с отчетливо заметной склеренхимой; фуникулус в сечении в виде грибовидной, суженной в основании выемки. Плоды другого изученного нами вида *S. olusatrum* L. (рис. 1) отличаются от типового бóльшими размерами, отсутствием гиподермы в апикальной части ребер и одревеснением клеток эндокарпа в области спайки.

Плоды типового вида рода *Physospermum* — *Ph. cornubiense* (L.) DC. (рис. 2) — в отличие от плодов *Smyrnium* имеют хорошо заметные листовидные зубцы чашечки, удлиненные конические подстолбия, нитевидные почти не выступающие ребра, однослойный экзокарп, клетки мезокарпа

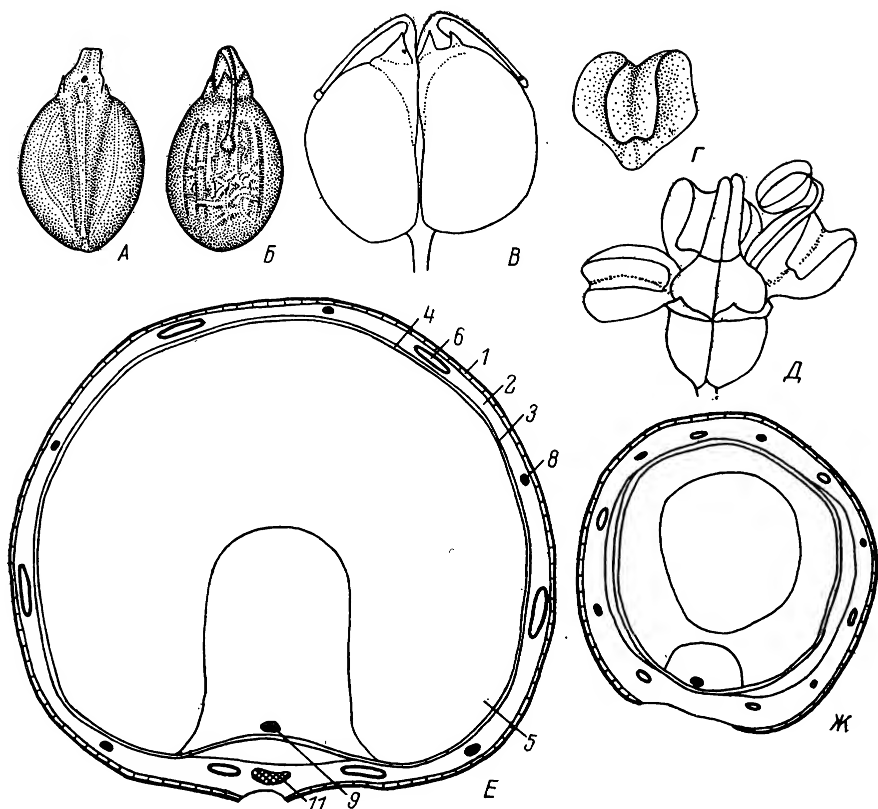


Рис. 2. *Physospermum cornubiense.*

А, *Б* — внешний вид мерикарпия (*А* — с брюшной стороны, *Б* — со спинки); *В* — внешний вид плода сбоку; *Г* — лепесток; *Д* — цветок; *Е*, *Ж* — схемы поперечных срезов (*Е* — зрелого мерикарпия, *Ж* — завязи). Увел.: *А*—*В* — 11, *Г* — 25, *Д* — 20, *Е* — 52, *Ж* — 82. *1* — экзокарп (однослойный), *11* — одревесневшие клетки мезокарпа, *2*—*6*, *8*, *9* — то же, что и на рис. 1.
Образцы: *А*—*В*, *Е* — Ставропольский край, окр. Пятигорска, гора Машук, № 476, 18 VIII 1978, М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков; *Ж* — Северный Кавказ, Железноводский р-н, Ясеневский лес, 16 VII 1937; *Г*, *Д* — Восточный Кавказ, Шемахинское нагорье, окр. пос. Алты-Агач, 16 VI 1932, Л. Чиликина (MW).

в области спайки одревесневающие, ложбиночные секреторные канальцы по одному в ложбинках и по два на комиссуральной стороне, реберные секреторные канальцы незаметные, проводящие пучки все одинаковые, тонкие, эндокарп полностью паренхиматический, фуникулус в виде глубокой прямоугольной выемки.

Однако у ряда видов, бесспорно находящихся в родстве с *Physospermum cornubiense*, наблюдается проявление признаков, свойственных *Smyrnium*, а именно отсутствие зубцов чашечки (*Astomatopsis galiocarpa* Korov., *Physospermum denaense* (Schischk.) B. Fedtsch. ex Weinert, *Ph. kopetdaghense*, виды *Korshinskya*, *Astoma*). У *Ph. denaense* имеется гиподерма, хотя она и развита несколько слабее, чем у *Smyrnium*. У *Astomatopsis galiocarpa* секреторные канальцы так же, как и у *Smyrnium*, расположены почти циклически, но в отличие от последнего они ветвящиеся. И только такие признаки плода *Smyrnium*, как несколько выступающие ребра и значительная склеренхиматизация проводящих пучков, почти не выражены у таксонов, близких к *Physospermum*. В роде *Physospermum*, если не считать рассматриваемого далее вида *Ph. denaense*, в настоящее время насчитывается лишь два вида — типовой *Ph. cornubiense* и европейский *Ph. verticillatum* DC. (Weinert, 1970). Последний значительно отличается как от *Ph. cornubiense*, так и от близких родов наличием экзокарпа с сильно выпуклыми наружными стенками, заметно выступающими ребрами, иным типом строения листа с резкой асимме-

трией конечных долей. Вероятно, заслуживает внимания точка зрения R. Visiani (1849), выделившего этот вид в самостоятельный род *Alshingera* Vis. По нашему мнению, этот род должен быть отнесен в трибу *Pleurospermeae* и в дальнейшем он в нашей работе не анализируется.

Ниже рассматриваются некоторые критические таксоны родства *Physospermum*.

Physospermum kopetdaghense и род *Korshinskya*

Как уже было отмечено, *Ph. kopetdaghense* представляет собой один из критических видов рассматриваемой группы. Он описан Е. П. Коровиным в 1924 г. (Коровин, 1924) и под тем же названием включен им (Коровин, 1950б) во «Флору Туркмении». Однако в одновременно опубликованной обработке зонтичных в XVI томе «Флоры СССР» этот вид включен Б. К. Шишкиным (1950) в род *Scaligeria*, в целом пересмотренный Коровиным. В обзоре рода *Physospermum* E. Weinert (1970) не упоминает этот вид, видимо, считая твердо установленным его отнесение к *Scaligeria*. В нашей ревизии *Scaligeria* (Клюйков и др., 1976) подавляющее большинство видов, включаемых в этот род, выделено в самостоятельный род *Elaeosticta*, а *S. setacea* (Schrenk) Korov. возвращен в род *Bunium* (Клюйков и др., 1977). *S. kopetdaghensis* (Korov.) Schischk. в этой работе не рассматривалась, так как уже тогда было очевидно, что этот вид нельзя отнести ни к *Scaligeria* s. str., ни к *Elaeosticta*. Особенно значительны отличия его от последнего рода, который мы относим не к трибе *Smyrnieae*, как бы широко ее ни понимать, а к трибе *Apieae* (*Ammineae*). *S. kopetdaghensis* отличается от *Elaeosticta* формой плода, строением экзокарпа, секреторной системы, подземных органов, формой лепестков, иным рассечением листа. От *Scaligeria* данный вид отличается отсутствием кристаллов оксалата кальция в эндосперме, организацией секреторной системы плода, формой подстолбиев, формой лепестков, наличием оберток, формой подземных органов, жизненной формой, хотя, конечно, он принадлежит к той же трибе.

Никто, насколько нам известно, до сих пор не сравнивал *Physospermum kopetdaghense* с другим родом *Umbelliferae* Средней Азии, в свое время выделенным из *Physospermum*, а именно с *Korshinskya*. Между тем габитуальное сходство *Ph. kopetdaghense* и *K. olgae* (Regel et Schmalh.) Lipsky (а также очень близкой *K. bupleuroides* Korov.) очевидно. У этих видов совершенно одинаково устроена подземная часть, состоящая из клубневидно вздутых пальчатых корней. Очень сходны у них также и листья — и по рассечению, и по консистенции. Эти листья, кроме того, довольно сходны с листьями *Ph. cornubiense*.

Род *Korshinskya* был выделен в 1900 г. (Липский, 1900) из рода *Physospermum*. Б. М. Козо-Полянский (1915) снова рассматривает единственный тогда известный вид *Korshinskya* — *K. olgae* — в роде *Physospermum*. Е. П. Коровин (1950а) признал родовую самостоятельность *Korshinskya*, но обосновал ее отличия от *Physospermum* ортоспермией (?) и окраской лепестков. Во «Флоре СССР» *Korshinskya* отнесена в трибу *Ammineae* (*Apieae*) и находится далеко от *Physospermum*.

В рассматриваемой группе зонтичных важное таксономическое и диагностическое значения имеют строение плодов, цветков и соцветий, особенности структуры подземных органов. О сходстве корневой системы *Korshinskya* и *Ph. kopetdaghense* уже говорилось. Строение соцветий у этих таксонов также сходно, но оно мало отличается и от некоторых других родов группы *Physospermum*, в частности от самого этого рода. Очень интересны данные изучения лепестков. Наряду с очевидными различиями в окраске (белые лепестки у *Ph. kopetdaghense*, желтые — у обоих видов *Korshinskya*) наблюдаются более существенные черты сходства в морфологии. У всех трех видов лепестки имеют довольно необычную для *Umbelliferae* форму (рис. 3, 4). Их дистальный конец

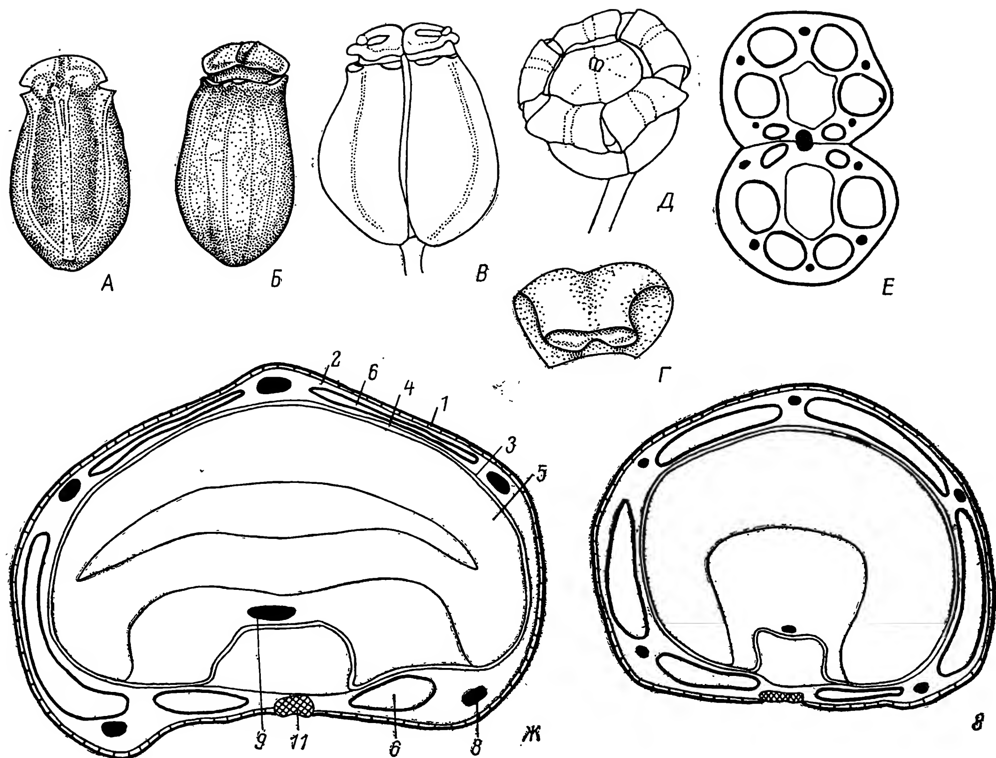


Рис. 3. *Korshinskya olgae* (*А—Д*, *Ж*) и *K. bupleuroides* (*Е*, *З*).

А—Д — то же, что и на рис. 2; *Е—З* — схемы поперечных срезов (*Е* — завязи, *Ж*, *З* — зрелого мерикарпия).

Увел.: *А—В* — 28, *Г*, *Е* — 25, *Д* — 20, *Ж* — 51, *З* — 62. *1—6*, *8*, *9*, *11* — то же, что и на рис. 1 и 2.

Образцы: *А—В*, *Ж* — Гиссарский хребет, ущелье р. Варзоб, 15 IX 1975, Х. Ходжаев (ТАК); *Г*, *Д* — юго-западные отроги Дарвазского хребта, западный склон горы Кухи-Фруш, № 1062, 5 VIII 1975, М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков; *Е* — хр. Моголтау, гора Спа, № 228, 29 V 1976, они же; *З* — там же, № 902, 2 VII 1976, Е. В. Клюйков, М. Г. Васильева (MW).

загнут внутрь, как это часто бывает у других видов семейства, но , кроме того, он прирастает к пластинке и имеет на конце выемку, которой охватывает подстолбие. Во время цветения лепестки у видов *Korshinskya* почти не раскрываются, а у *Ph. kopetdaghense* они раскрываются только частично. Такая своеобразная структура цветков пока известна только у *Korshinskya* и *Ph. kopetdaghense*, что позволяет говорить при общности других признаков о родстве этих таксонов.

Для более полного суждения об их родстве мы провели сравнительно-морфологическое изучение строения плодов видов *Korshinskya* и *Ph. kopetdaghense*.

Плоды *K. olgae* (рис. 3) яйцевидные, несколько сжатые с боков, с узкой спайкой, с маленькими вальковатыми зубцами чашечки. Мерикарпии в очертании со спинки яйцевидные, под подстолбиями резко перетянуты, с равными ребрами, слегка выступающими в виде невысоких широких валиков, или ребра почти незаметны. Подстолбия почти плоские, стилодии очень короткие, равные подстолбиям. На поперечном сечении мерикарпии полукруглые. Экзокарп однослойный, из некрупных клеток, не превышающих по размеру мезокарпические. Основная ткань мезокарпа — тонкостенная паренхима, только клетки, прилегающие к колонке в зрелом плоде, с несколько утолщенными одревесневающими оболочками и щелевидными порами. Реберные проводящие пучки тонкие. Реберные секреторные канальцы незаметные. Ложбиночные секреторные канальцы несептированные, по одному в ложбинках и по два на комиссуральной стороне. В завязи и в молодом плоде канальцы очень

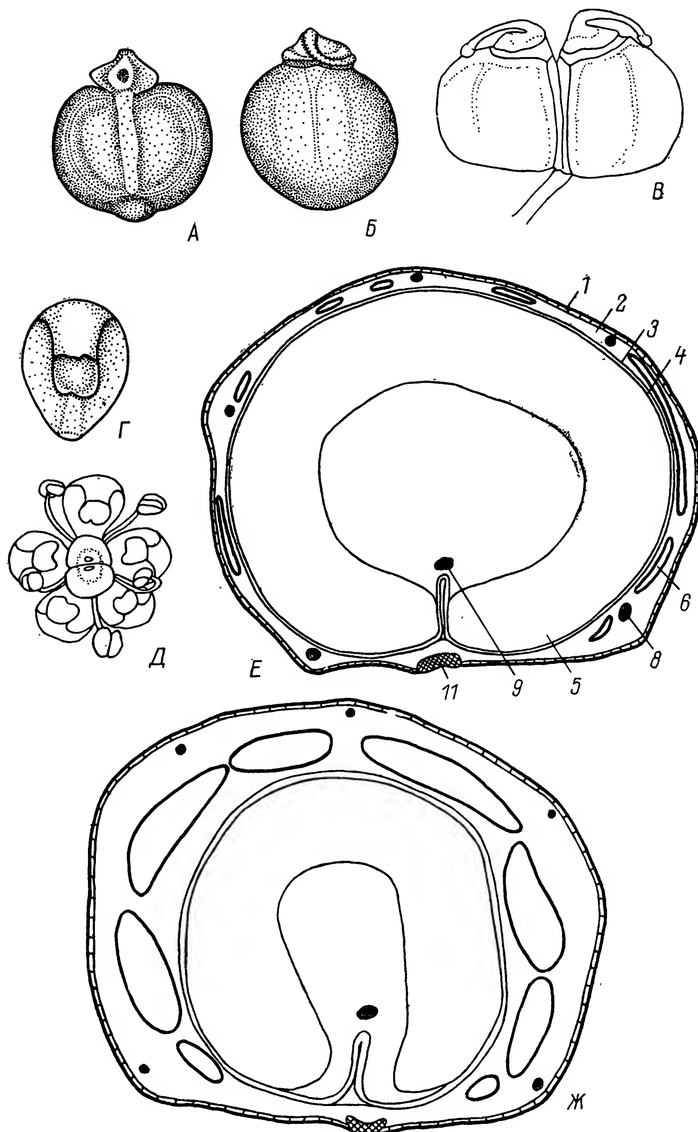


Рис. 4. *Physospermum kopetdaghense.*

А—Е — то же, что и на рис. 2; *Ж* — схема поперечного среза незрелого мерикарпия. Увел.: *А—Г*— 25; *Е*, *Ж* — 60. *1—6*, *8*, *9*, *11* — то же, что и на рис. 1 и 2.
Образцы: *А—В*, *Е* — Западный Копетдаг, ущелье Айдере, 3 VIII 1978, М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков; *Г*, *Д*, *Ж* — Центральный Копетдаг, выше пос. Чули, № 499, 13 VI 1978, они же (MW).

крупные, круглые, в зрелом плоде они на поперечном сечении узкие, расширены в тангентальном направлении и некоторые из них совершенно незаметные вследствие сильного разрастания эндосперма. На эти различия секреторной системы в разные фазы онтогенеза плода в свое время обратил внимание еще Козо-Полянский (1915). Эндокарп однослойный, из мелких клеток, сходных с мезокарпическими. Семенная оболочка из одного слоя сравнительно крупных (несколько крупнее мезокарпических) клеток. Фуникулус в виде широкой глубокой выемки.

Плоды *Ph. kopetdaghense* (рис. 4) во многом сходны с плодами *Korshinskya*, но в отличие от последнего имеют несколько иную форму (почти шаровидные), совершенно незаметные зубцы чашечки и нитевидные ребра. Очень важны сходство их перикарпия в поперечном сечении и принципиально одинаковое строение секреторной системы. Однако

у *Ph. kopetdaghense* секреторных канальцев не всегда строго по одному в ложбинках, как у видов *Korshinskya*, а бывают по два, причем они не равны и расположены не только в ложбинках, но и ковнутри от ребер. Некоторые различия имеются в форме фуникулуса. У *Ph. kopetdaghense* фуникулус обычно в виде глубокой сравнительно узкой прямоугольной выемки, но иногда выемка сужена в основании и напоминает по форме выемку *Astomatopsis*, *Ph. denaense* и *Smyrnium*. Но это различие формы фуникулуса *Ph. kopetdaghense* и *K. olgae* не столь существенно, поскольку у второго вида *Korshinskya—K. bupleuroides* — форма выемки имеет промежуточный характер, она менее широкая, чем у *K. olgae* (рис. 3). Таким образом, сходство *Ph. kopetdaghense* и видов рода *Korshinskya* проявляется в ряде очень существенных в систематике зонтичных признаков. В то же время несомненно существует и ряд различий, причем в признаках, легко наблюдаемых, а некоторые из этих различий представляют собой черты сходства *Ph. kopetdaghense* с типовым видом рода *Physospermum — Ph. cornubiense.* Поэтому окончательно вопрос о родовой принадлежности вида лучше всего решать в рамках сравнительного анализа всех близких таксонов по совокупности доступных в настоящее время таксономических признаков. Такое решение предлагается в заключительной части работы.

Physospermum denaense и роды *Astomatopsis* и *Astoma*

Physospermum denaense — один из самых редких и малоизученных видов зонтичных Средней Азии. В Гербариях он представлен единичными и очень неполными сборами, поэтому и описание этого вида, сделанное Б. К. Шишкиным в 1950 г. (Шишкин, 1950) с существенными пробелами, до последнего времени не было никем дополнено. Достаточно сказать, что цветки растения оставались неизвестными, а листья и подземные органы были описаны неполно. После описания вид упоминался только в работах E. Weinert (1970) и Р. В. Камелина (1973), причем в последней он приводится под названием Е. П. Коровина *Astomatopsis denaensis* (Schischk.) Korov., заимствованным из рукописи обработки зонтичных для «Флоры Таджикистана».

Хотя комбинация *Astomatopsis denaensis* никогда не была законно обнародована, точка зрения Коровина о близости этого вида и *A. galiocarpa* должна быть принята во внимание как одна из гипотез в общем анализе таксономических связей в группе среднеазиатских *Smyrnieae* s. str.

Род *Astomatopsis* вплоть до публикации Камелиным комбинации Коровина считался монотипным. Его единственный вид — *A. galiocarpa* — описан с Гиссарского хребта, для которого этот вид считался эндемичным. В Гербарии Института ботаники АН Таджикской ССР хранятся, однако, сборы *A. galiocarpa* с Дарвазского хребта, что позволяет предположить его более широкое распространение во всем Гиссаро-Дарвазском флористическом районе. *A. galiocarpa* выделяется среди других родственных таксонов необычной жизненной формой и представляет собой геофильный эфемероид — поликарпик с корневым клубнем, сходным в этом отношении с клубнями видов *Bunium*.

В среднеазиатской флоре *Astomatopsis* занимает весьма изолированное положение; но в целом в рамках более широкого сравнения таксонов родства *Physospermum* его родовая самостоятельность отнюдь не бесспорна. Ближайшее родство *Astomatopsis* было правильно намечено Коровиным при описании рода и отразилось в самом его названии. Ближайший род — это *Astoma*. Об отличиях *Astoma* и *Astomatopsis* Коровин (1948 : 29) писал: «A proximo genere *Astoma* DC. *Astomatopsis* differt vittis pluribus, carpophoro reducto, stylopodiis conicis, nec truncatis, stylis elongatis, petalis apice impressis etc.». Часть этих отличий оказалось мнимой. Как показало наше исследование *Astomatopsis galiocarpa* (рис. 5) и *Astoma seselifolium* DC. (рис. 6), строение карпофора, под-

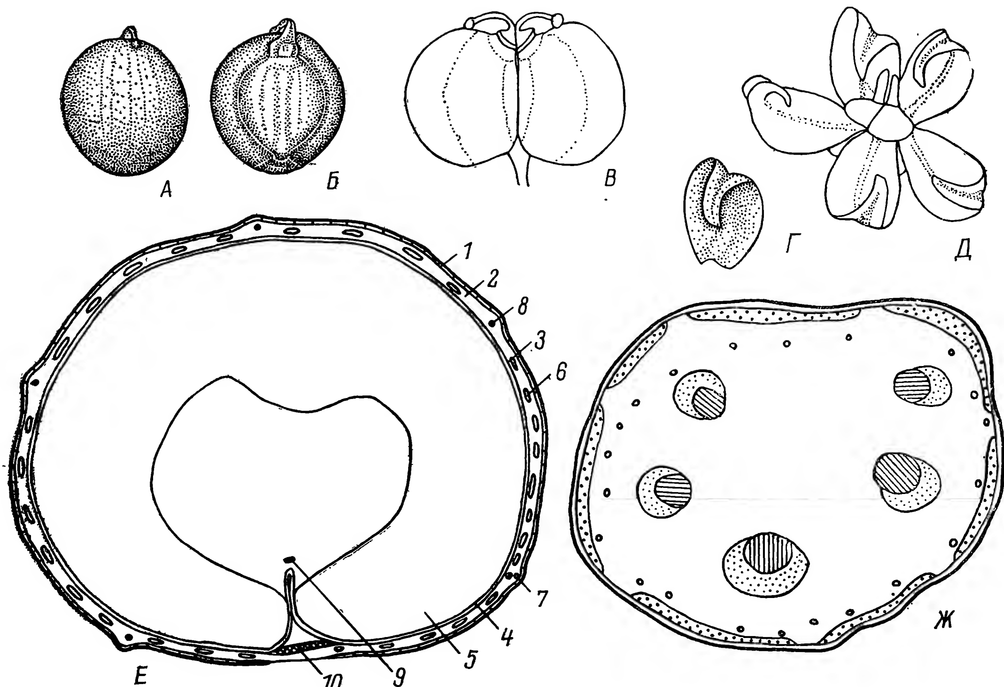


Рис. 5. *Astomatopsis galiocarpa.*

А—Е — то же, что и на рис. 2; *Ж* — схема поперечного среза черешка. Увел.: *А—Д* — 23, *Е* — 57, *Ж* — 82. *1—10* — то же, что и на рис. 1.
Образцы: *А—В, Е* — Гиссарский хребет, ущелье Майхура, 15 VII 1976, Е. В. Клюйков; *Ж* — там же, № 453, 6 VI 1976, М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков; *Г, Д* — там же, № 645, 11 VI 1971, М. Г. Пименов и др. (MW).

столбиев, лепестков и секреторной системы плода у обоих родов очень сходно; отличаются же они лишь по немногим признакам. У *A. seselifolium* развиты листочки обертки, длинные стилодии, а секреторные канальцы неветвящиеся, в то время как у *Astomatopsis galiocarpa* листочков оберток нет, стилодии более короткие, а секреторные канальцы ветвящиеся. Снова, не предрекая окончательного таксономического решения, на основе этого анализа признаков мы можем предположить, что *Astomatopsis* и *Astoma* гораздо ближе между собой, чем это предполагал Коровин, видимо, не имевший полного материала по *Astoma* для сравнения. Каково бы ни было номенклатурное решение, близость *Astoma* и *Astomatopsis* очень интересна с ботанико-географической точки зрения, так как разрыв в географическом ареале обоих таксонов очень велик, хотя оба и принадлежат одной области Древнего Средиземья. Ведь *Astoma seselifolium* представляет собой эндемичный вид районов Ближнего Востока, непосредственно примыкающих к восточному побережью Средиземного моря (Сирия, Ливан, Израиль), и на громадном пространстве от этих стран до Гиссарского хребта подобные зонтичные не известны.

Для проверки как гипотезы Шишкина о родстве *Ph. denaense* с родом *Physospermum*, так и гипотезы Коровина о принадлежности этого вида к роду *Astomatopsis*, а также, следовательно, и к *Astoma*, во-первых, необходимо было уточнить описание этого вида, для чего пришлось провести специальные наблюдения и сборы в классическом местонахождении вида в фазы его цветения и плодоношения, а во-вторых, провести полное сопоставление вида с родами *Astomatopsis*, *Astoma* и *Physospermum.*

Наблюдения в природе убедили нас в значительной оригинальности этого вида по морфологическим признакам. Наиболее замечательными признаками можно считать строение соцветия, имеющего очень длинные

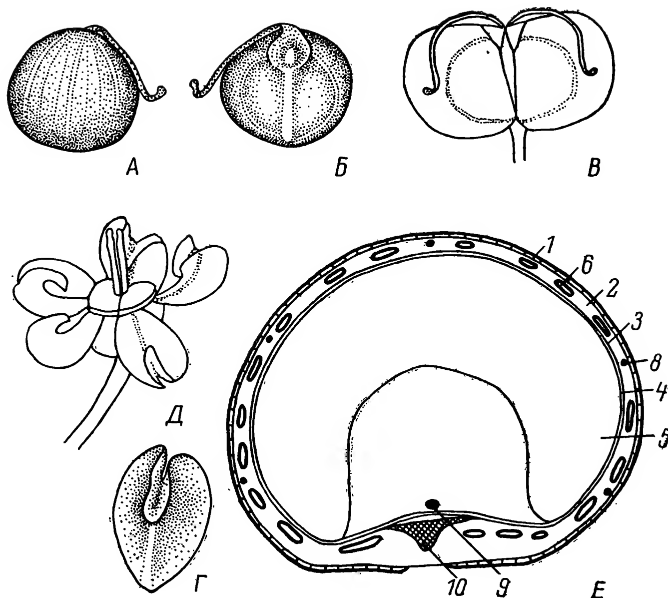


Рис. 6. *Astoma seselifolium.*

А—Е — то же, что и на рис. 2. Увел.: *А—В* — 20; *Г* — 25; *Д* — 18; *Е* — 65, *1—6*, *8—10* — то же, что и на рис. 1 и 2.
Образцы: *А—В*, *Е* — Palaestina, Judea ad Hierosolymam, 7—800 m s. m., № 676, V 1897, J. Bornmüller; *Г*, *Д* — Jerusalem, in winter crops Mt. Scopus, 15 VI 1931, J. Amdursky (LE).

лучи, в целом образующие ажурный прозрачный шар; крупные лепестки чисто белого цвета, в очертании ромбовидной формы, совершенно плоские, незагнутые на верхушке, на конце заостренные (рис. 7).

Строение плодов *Physospermum denaense*, *Astomatopsis galiocarpa* и *Astoma seselifolium* вполне типично для группы в целом, но обнаруживает некоторые специфические детали.

Наиболее важными из них в плоде *Physospermum denaense* (рис. 7) можно считать плоские подстолбия, полное отсутствие зубцов чашечки, слабо выраженные, почти нитевидные ребра, многослойный экзокарп из эпидермы и 3—5 слоев клеток с утолщенными стенками (типа пластинчатой колленхимы), полностью паренхиматический мезокарп из тонкостенных, неодревесневших клеток, тонкие проводящие пучки, незаметные реберные секреторные канальцы, ложбиночные секреторные канальцы в числе 1—3 в ложбинках (когда секреторных канальцев в ложбинке несколько, то только один проходит вдоль всей ложбинки, а остальные короткие) и до 4 на комиссуральной стороне, двухслойный на большом протяжении эндокарп из крупных (значительно превышающих по размеру мезокарпические), тонкостенных, вытянутых в тангентальном направлении клеток, хорошо различимых даже в зрелом плоде. На комиссуральной стороне, в области колонки, эндокарп многослойный, из крупных, вытянутых в радиальном направлении неодревесневших клеток, семенная оболочка однослойная, фуникулус в виде глубокой, суженной в основании выемки. В фуникулусе, особенно в верхней части плода, встречаются сильно одревесневшие клетки типа склереид, короткие, заостренные на концах, со спиральными или кольчатыми утолщениями. Плоды *Astomatopsis galiocarpa* и *Astoma seselifolium*, имея внешне много сходного с плодами *Ph. denaense*, резко отличаются от последних по внутреннему строению. Экзокарп их обычного типа, однослойный, из мелких клеток с утолщенными наружными и более тонкими внутренними стенками; ложбиночные секреторные канальцы не фиксированы, а многочисленны, с тенденцией к циклическому расположению, причем у *Astomatopsis* они, кроме того, образуют анастомозы. Эндокарп однослойный,

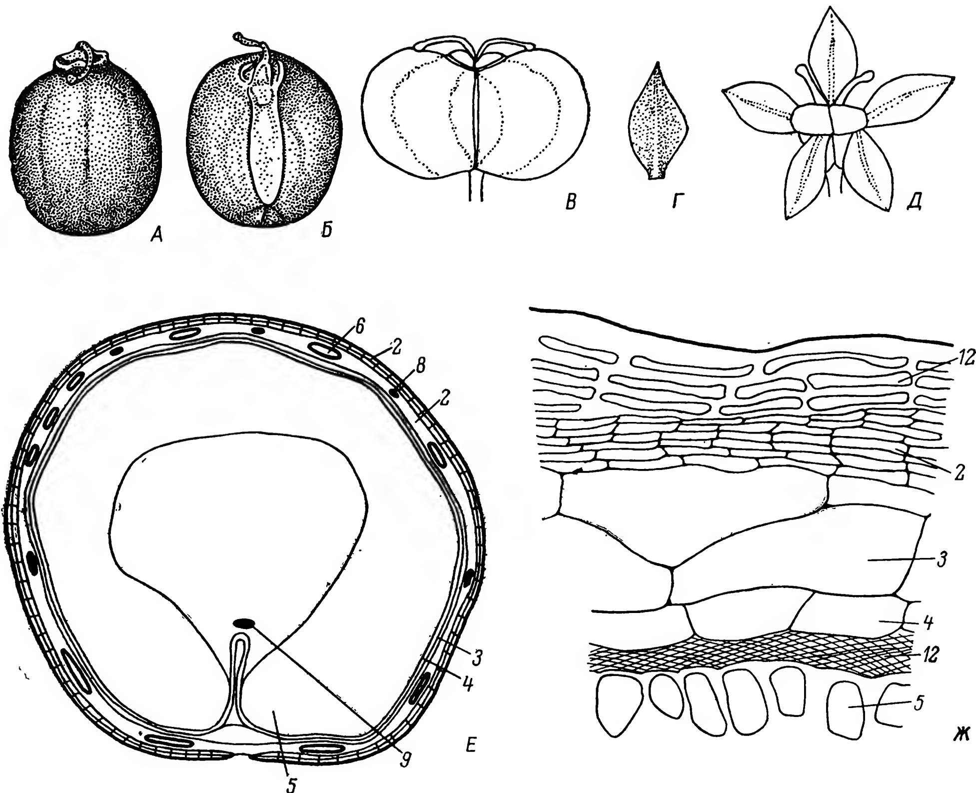


Рис. 7. *Physospermum denaense.*

А—Е — то же, что и на рис. 2; *Ж* — строение мерикарпия в области ложбинки. Увел.: *А*, *Б* — 17; *В* — 11; *Г*, *Д* — 12; *Е* — 52; *Ж* — 680. *12* — лизированные клетки нуцеллуса и интегумента. *1—6*, *8—9* — то же, что и на рис. 1 и 2.

Образцы: *А—В*, *Е*, *Ж* — Гиссарский хребет, долина р. Тупаланг, близ пос. Хардури, 10 VI 1973, М. Г. Пименов; *Г*, *Д* — долина р. Сангардак, близ устья Нилю, № 462, 5 V 1979, М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков (MW).

из тонкостенных мелких клеток, сходных с мезокарпическими, на комиссуральной стороне клетки эндокарпа сходны по форме с клетками эндокарпа *Ph. denaense*, но в отличие от последнего они одревесневают. В области фуникулуса склереиды у *Astomatopsis galiocarpa* и *Astoma seselifolium* не обнаружены.

От *Ph. cornubiense* плоды *Ph. denaense* отличаются полным отсутствием зубцов чашечки, плоскими подстолбиями, многослойным экзокарпом с пластинчатой колленхимой, двухслойным эндокарпом, несколько иной формой фуникулуса, наличием в области фуникулуса склереид.

Ph. denaense от сравниваемых с ним видов значительно отличается, помимо наличия существенных карпологических различий, и по другим признакам — листьями, как прикорневыми, так и стеблевыми, без черешков, с ушковидно расширенными влагалищами; иной формой соцветия, особым строением лепестков, а кроме того, от *Astomatopsis galiocarpa* и *Astoma seselifolium* — жизненной формой (от *Astomatopsis* также отсутствием в черешках и рахисах циклически расположенных секреторных канальцев), а от *Ph. cornubiense* — отсутствием листочков обертки.

Следовательно, сравнительно-морфологический анализ показывает достаточно изолированное положение *Ph. denaense* и в то же время значительное сходство *Astoma* и *Astomatopsis*. Окончательно этот вопрос рассмотрен нами в рамках общего таксономического исследования родства *Physospermum*.

Многомерно-статистическое исследование таксономических и эволюционных отношений *Physospermum* и близких родов *Umbelliferae*

Изложенные выше результаты работы показывают сложную картину сходства и различия между таксонами родства *Physospermum*. В этой ситуации в настоящее время все шире применяются классификации, основанные на обработке данных (описаний таксонов по максимуму возможных диагностических признаков) методами многомерной статистики. В нашей работе по разграничению родов геофильных зонтичных трибы *Apieae* применялись кластерный анализ и факторный анализ (анализ главных компонент). В данной работе наряду с методами кластерного анализа мы сделали попытку провести изучение того же материала одним из методов количественной кладистики, позволяющим построить на основе эволюционных рядов признаков схему эволюции в пределах всей группы таксонов. Нами отобрано 23 признака, имеющих в группе родов, близких к *Physospermum*, таксономическое значение (табл. 1). Для сравнения по этим признакам мы отобрали ключевые

ТАБЛИЦА 1

Таксономические признаки *Physospermum* и близких родов *Umbelliferae*

№ признака	1	0
1	Поликарпик	Монокарпик
2	Корни клубневидно утолщены	Корни клубневидно не утолщены
3	Клубни лопастные	Клубни округлые, цельные
4	Черешки листьев выражены, влагалища не расширены	Листья без черешков, с ушковидно расширенными влагалищами
5	Черешки листьев с центральными проводящими пучками	Черешки листьев без центральных проводящих пучков
6	Черешки листьев со слоем периферических секреторных канальцев	Секреторные канальцы не образуют слоя в черешках листьев
7	Конечные доли листьев яйцевидные	Конечные доли листьев ланцетные, продолговатые или линейные
8	Верхушечные листья с развитой пластинкой	Верхушечные листья редуцированы до влагалищ
9	Зонтики шаровидные, с длинными растопыренными в разные стороны лучами	Зонтики щитковидные
10	Листочки обертки развиты	Листочки обертки отсутствуют
11	Зубцы чашечки выражены	Зубцы чашечки отсутствуют
12	Лепестки белые	Лепестки желтые
13	Лепестки плоские	Лепестки с загнутой внутрь верхушкой
14	Лепестки с приросшей верхушкой к пластинке, на конце с выемкой	Лепестки с не приросшей верхушкой к пластинке, на конце заостренные, без выемки
15	Подстолбия конические	Подстолбия плоские
16	Плоды в очертании яйцевидные	Плоды в очертании шаровидные
17	Секреторные канальцы в ложбинках мерикарпиев одиночные	Секреторные канальцы в ложбинках мерикарпиев по нескольку
18	Секреторные канальцы в молодом плоде крупные, округлые, в зрелом — сжатые в тангентальном направлении	Секреторные канальцы сходные в молодом и в зрелом плоде
19	Секреторные канальцы мерикарпиев ветвящиеся	Секреторные канальцы мерикарпиев не ветвящиеся
20	В перикарпии плода развита гиподерма, эндокарп двухслойный.	В перикарпии плода гиподерма отсутствует, эндокарп однослойный
21	В эндосперме присутствуют кристаллы оксалата кальция	В эндосперме отсутствуют кристаллы оксалата кальция
22	Клетки эндокарпа на комиссуральной стороне одревесневают	Клетки эндокарпа на комиссуральной стороне не одревесневают
23	Клетки мезокарпа на комиссуральной стороне одревесневают	Клетки мезокарпа на комиссуральной стороне не одревесневают

ТАБЛИЦА 2

Распределение состояния (1 или 0) 23 признаков у видов родов *Physospermum*, *Korshinskya*, *Scaligeria*, *Astomatopsis*, *Astoma*

Вид	Порядковые номера признаков											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Physospermum cornubiense (L.) DC.	1	0	—	1	1	0	0	0	0	1	1	1
Ph. kopetdaghense Korov.	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1
Ph. denaense (Schischk.) B. Fedtsch. ex Weinert	1	0	—	0	—	—	1	0	1	0	0	1
Korshinskya olgae (Regel et Schmalh.) Lipsky	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0
K. bupleuroides Korov.	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0
Scaligeria napiformis (Sprengel) Grande	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1
Astomatopsis galiocarpa Korov.	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1
Astoma seselifolium DC.	1	1	0	1	0	Н	0	1	0	1	0	1

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Вид	Порядковые номера признаков										
	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Physospermum cornubiense (L.) DC.	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1
Ph. kopetdaghense Korov.	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Ph. denaense (Schischk.) B. Fedtsch. ex Weinert	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Korshinskya olgae (Regel et Schmalh.) Lipsky	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1
K. bupleuroides Korov.	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1
Scaligeria napiformis (Sprengel) Grande	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1
Astomatopsis galiocarpa Korov.	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
Astoma seselifolium DC.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0

и критические таксоны: *Ph. cornubiense* (тип рода *Physospermum*), *Ph. kopetdaghense*, *Ph. denaense*, *Astomatopsis galiocarpa*, *Astoma seselifolium* и *Scaligeria napiformis* (Spreng.) Grande, для которых составлено полное описание почти по всем признакам (табл. 2). По данным таблицы методом кластерного анализа составлены две фенограммы (рис. 8), позволяющие интерпретировать взаимные отношения таксонов. Одна фенограмма вычислена по полному набору признаков, другая — по набору признаков за исключением коррелированных. Из групп таких признаков 8—22, 9—13—20, 11—15 был оставлен один. Такая операция вполне оправдана с той точки зрения, что коррелированные признаки не вносят в анализ дополнительной информации. Обе схемы, несмотря на небольшие различия, оказались весьма сходными и в принципе допускают только одну и ту же таксономическую интерпретацию. Фенограммы ясно показывают, что в изученном материале изолированные таксоны родового ранга образуют *Physospermum* s. str., *Korshinskya* и *Scaligeria*; в таком же ранге следует выделить и *Ph. denaense*. В то же время *Ph. kopetdaghense* значительно приближается к роду *Korshinskya*, хотя и образует в нем изолированную группу, которой можно придать ранг секции. Этот последний вид, очевидно, значительно больше удален от *Astomatopsis*, который в свою очередь очень близок к роду *Astoma*.

Построение кладограммы, т. е. схем эволюционных отношений, с помощью математических методов является сравнительно новым и пока еще не часто применяется в таксономических работах. В основе метода

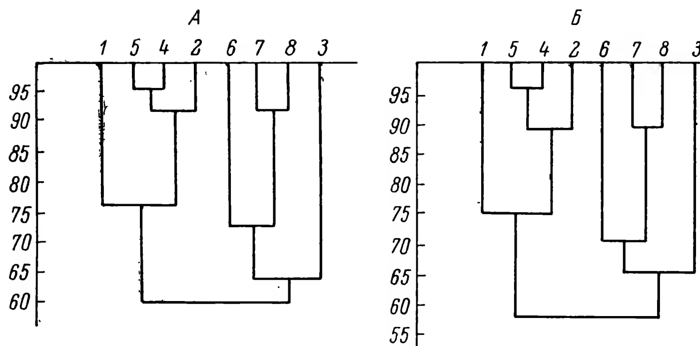


Рис. 8. Фенограммы таксономических отношений видов родов *Physospermum*, *Korshinskya*, *Scaligeria*, *Astomatopsis*, *Astoma*.

А — при полном наборе признаков, *Б* — при исключении полностью коррелированных признаков.

лежат те же данные, что и для построения фенограмм, но признаки, как это принято вообще в филогенетических построениях, строятся в эволюционные ряды (см. ниже). Эта операция представляет собой самый трудный этап построения кладограммы, так как часто направления в этих рядах представить очень трудно. Еще К. Гебель в свое время писал, что часто подобные ряды можно читать как слева направо, так и справа налево. Кладограмма строится по принципу «дерева минимальных расстояний», т. е. предполагается, что в процессе эволюции переход от одного таксона к другому совершался наикратчайшим путем, без параллельных и обратных мутаций. Это весьма смелое предположение является обязательным, потому что иначе возникает возможность построения не одной, а многочисленных схем. Построение схем начинается с наиболее близких объектов (рис. 9). Центральным моментом построения кладограммы является расчет ее узлов, т. е. гипотетических предковых форм, у которых по отношению к реальным объектам состояние признаков находится на том же или на более примитивном эволюционном уровне. Так, для *Astomatopsis galiocarpa* (*7*) и *Astoma seselifolium* (*8*) таким «предком» будет некий объект с характеристикой 131211122231232221113 ($\sum=37$), он обозначен на схеме как X_6. Для X_6 и реального вида *Scaligeria napiformis* (*6*) таким предком будет X_5 с характеристикой 131211112221231221111 ($\sum=31$) и т. д. При построении схемы соблюдается упомянутый выше принцип «минимума расстояний».

Кладограмма представляет собой типичную модель. Моделируется в ней современная практика построения схем эволюции таксонов небольшого ранга. Модель хорошо выявляет и недостатки филогенетических построений. Некоторые из них уже отмечены (неучет параллельных и обратных мутаций, определенная условность построения рядов), к другим можно отнести полное отсутствие каких-либо реальных данных о скорости эволюционных процессов, в силу чего приходится считать эти скорости условно равными. Поэтому мы отдаем себе отчет, что наши ряды представляют собой гипотезу, которую мы считаем наиболее вероятной, но в некоторых случаях вероятность противоположного кажется лишь немного меньшей. Поэтому окончательное построение представляет собой также гипотезу.

Следует отметить, что кладограмма (рис. 9) дает схему отношений, в целом близкую к фенограмме, но в деталях от нее отличающуюся. Конечно, расхождение между объектами в кладограмме не следует безоговорочно считать степенью эволюционной дивергенции, так как реальные скорости развития признаков нам совершенно неизвестны.

На основе интегрального анализа методами кластерного анализа и нумерической кладистики полных морфологических описаний видов мы пришли к некоторым таксономическим изменениям в трактовке от-

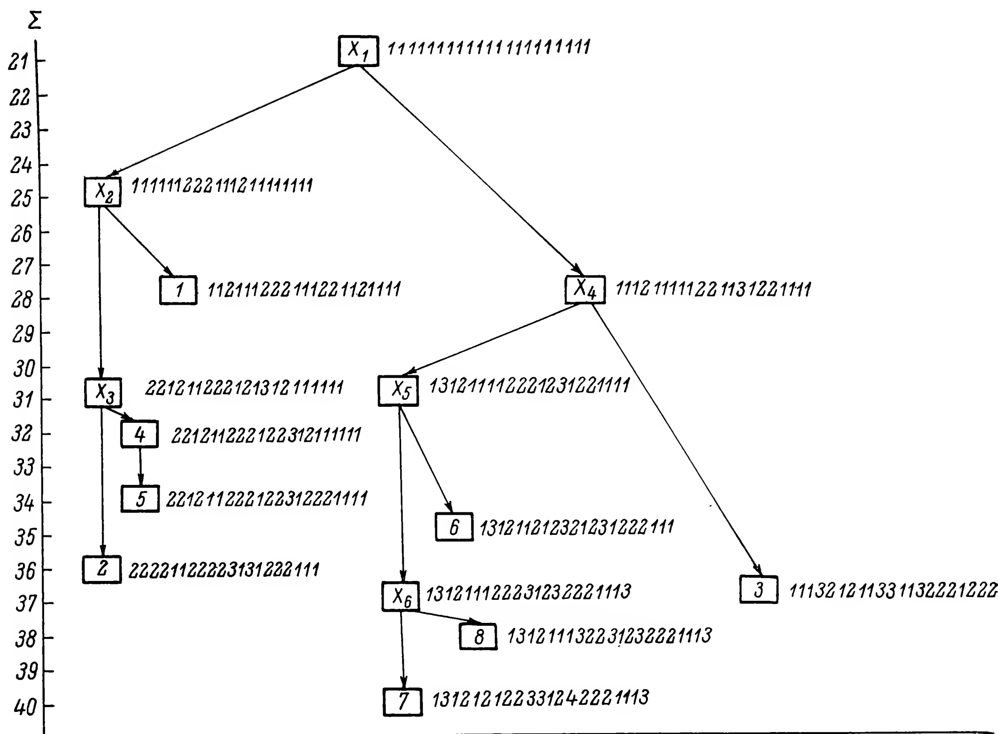


Рис. 9. Кладограмма эволюционных отношений видов родов *Physospermum*, *Korshinskya*, *Scaligeria*, *Astomatopsis*, *Astoma*.

Цифрами *1*—*8* обозначены реальные виды (см. табл. 2); X_1—X_6 — гипотетические предки.

ношений рассмотренных родов и видов, близких к *Physospermum*. Новыми являются:

1) соединение родов *Astoma* и *Astomatopsis* под приоритетным названием *Astoma*;

2) отнесение *Physospermum kopetdaghense* к роду *Korshinskya*, в котором он образует отдельную секцию;

3) выделение *Physospermum denaense* в отдельный род.

Эти таксономические и номенклатурные изменения отражены в конспекте среднеазиатских видов родства *Physospermum*.

Конспект среднеазиатских видов родства *Physospermum*

Astoma DC.

A. galiocarpum **(Korov.) M. Pimen. et Kljuykov comb. nov.** — *Astomatopsis galiocarpa* Korov. 1948, Бот. мат. (Ташкент) 12 : 30; Шишкин, 1950, Фл. СССР, 16 : 203; Коровин, 1959, Фл. Узбек. 4 : 294; Р. Камелин, 1971, Фл. растит. ущ. реки Варзоб : 193.

Тип: «Montes Hissarici, vall. fl. Tupalang, ad trajectum Gova, 3800 m s. m., 24 VIII 1937, Lepeschkin» (TAK).

Распространение. Гиссарский хребет (южный склон от бассейна р. Тупаланг до бассейна р. Варзоб), Дарвазский хребет (рис. 10). До сих пор считался эндемиком Гиссара; однако в Гербарии Института ботаники АН Таджикской ССР хранятся сборы *A. galiocarpum*, сделанные 13 VI 1963 г. Н. П. Акульшиной на восточном склоне Дарвазского хребта. Это позволяет предположить более широкое распространение вида во всем Гиссаро-Дарвазе.

Эволюционные ряды признаков видов *Physospermum* и близких родов *Umbelliferae*

	1		2		3		4
I	1. Поликарпик	→	2. Монокарпик				
II	1. Стержневой корень	→	2. Пальчато-лопастной, клубневидно утолщенный корень	→	3. Шаровидный, клубневидно утолщенный корень		
III	1. Плотный стебель	→	2. Полый стебель				
IV	1. Черешок листа развит, с центральными проводящими пучками	→	2. Черешок листа развит без центральных проводящих пучков	→	3. Черешок листа не развит		
V	1. Влагалище листа не расширено	→	2. Влагалище листа расширено				
VI	1. Черешок листа без слоя циклических секреторных канальцев	→	2. Черешок листа со слоем циклических секреторных канальцев				
VII	1. Верхушечный лист с развитой пластинкой	→	2. Верхушечный лист без развитой пластинки				
VIII	1. Конечные доли листа яйцевидные	→	2. Конечные доли листа ланцетные	→	3. Конечные доли листа линейные		
IX	1. Зонтик шаровидный	→	2. Зонтик щитковидный				
X	1. Листочки обертки листовидные	→	2. Листочки обертки узколанцетные	→	3. Обертки нет		
XI	1. Зубцы чашечки крупные, листовидные	→	2. Зубцы чашечки мелкие, вальковатые	→	3. Зубцов чашечки нет		
XII	1. Лепестки белые	→	2. Лепестки желтые				
XIII	1. Лепестки плоские	→	2. Лепестки с загнутой внутрь верхушкой, не приросшей к пластинке, на конце заостренной	→	3. Лепестки с загнутой внутрь приросшей к пластинке верхушкой, на конце с выемкой		
XIV	1. Широкие секреторные вместилища в плоде	→	2. Узкие одиночные секреторные канальцы в плоде	→	3. Узкие неветвящиеся секреторные канальцы, расположенные по нескольку в ложбинке мерикарпия	→	4. Сеть узких ветвящихся секреторных канальцев в плоде
XV	1. Подстолбия узкоконические	→	2. Подстолбия плоские				
XVI	1. Плоды в очертании яйцевидные	→	2. Плоды шаровидные				
XVII	1. Широкая выемка эндосперма	→	2. Узкая выемка эндосперма				
XVIII	1. Отсутствуют кристаллы оксалата кальция в эндосперме	→	2. Присутствуют кристаллы оксалата кальция в эндосперме				
XIX	1. Однослойный эндокарп	→	2. Двухслойный эндокарп				
XX	1. В перикарпии плода отсутствует гиподерма	→	2. В перикарпии плода развита гиподерма				
XXI	1. В области спайки клетки мезокарпа одревесневают, а эндокарпа не одревесневают	→	2. В области спайки клетки эндокарпа и мезокарпа не одревесневают	→	3. В области спайки клетки эндокарпа одревесневают, а мезокарпа не одревесневают		

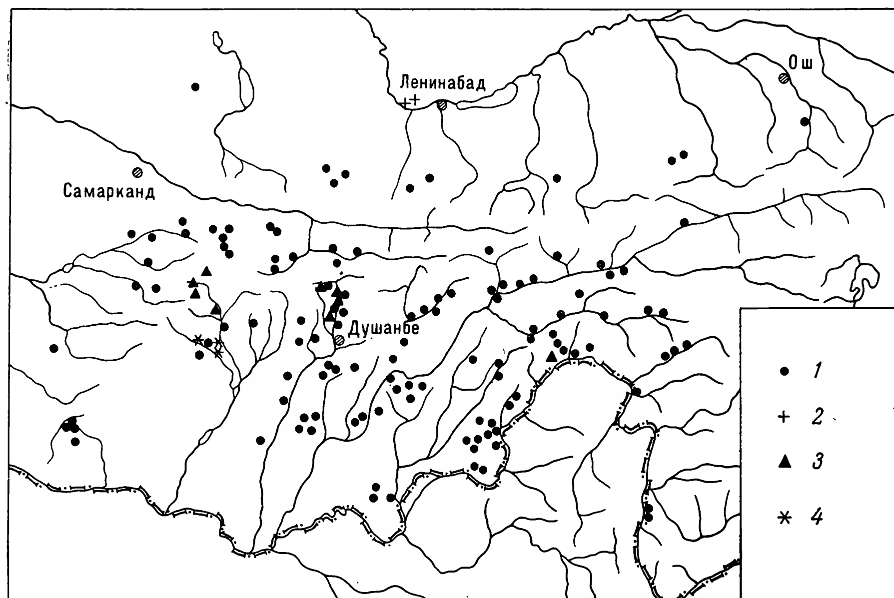


Рис. 10. Ареалы видов.

1 — Korshinskya olgae, 2 — K. bupleuroides, 3 — Astoma galiocarpum, 4 — Sphaerosciadium denaense.

Sphaerosciadium M. Pimen. et Kljuykov gen. nov.

Plantae perennes, caulibus solidis, foliis caulinis dilatate vaginatis, petiolis nullis, lobis terminalibus ovoideis, umbellis sphaericis laxiusculis non involucratis, radiis elongatis, dentibus calycis nullis, petalis albis plani, ambitu rhomboideis apice mucronatis, stylopodiis planis, endospermio ventre profunde emarginato, crystallis calcii oxalatis destituto.

Typus: *S. denaense* (Schischk.) M. Pimen. et Kljuykov.

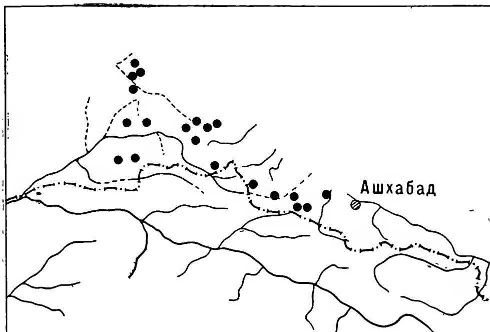
Affinitas. A genere *Physospermum* petalorum et umbellarum forma, foliis caulinis epetiolatis, basi vaginis stipuliformibus dilatatis, phyllis involucratis nullis, stylopodiis planis, a genere *Astoma* biomorpha, radicibus verticalibus fusiformibus (non tuberiformibus), foliorum lobis terminalibus, petalis et inflorescentiae forma differt.

S. denaense (Schischk.) M. Pimen. et Kljuykov comb. nov. — Danaa *denaensis* Schischk. 1950, Фл. СССР, 16 : 593, 224; Коровин, 1959, Фл. Узбек. 4 : 306. — *Physospermum denaense* (Schischk.) B. Fedtsch. ex Weinert, 1970, Hercinia, 7, 1—3 : 125; Черепанов, 1973, Свод доп. изм. к «Флоре СССР» (тт. I—XXX) : 45. — *Astomatopsis denaensis* (Schischk.) Korov. ex R. Kam. 1973, Флороген. анализ : 94, comb. invalid. (sine basionymo).

Тип: «Бухарское хан., Денаусское бекство, ю.-з. отроги Гиссарского хр., ущ. р. Сангардак, вост. склон у мельницы Нилю, 22 V 1913, А. Михельсон» (LE).

Распространение. Узкий эндемик западного Гиссара (бассейн рек Сангардак и Тупаланг) (рис. 10). По нашим наблюдениям, в долине среднего течения р. Сангардак встречается на высоте 900—1400 м над ур. м. от пос. Нилю до впадения Хандизы и вверх по течению этой реки не более чем на 5—7 км. В окрестности пос. Нилю (классическое местонахождение) довольно обычен на пестроцветных обнажениях и скалистых выходах в поясе мезофильных деревьев и кустарников среди *Acer regelii* Pax, *Fraxinus raibocarpa* Regel, *Crataegus pontica* C. Koch, *Celtis caucasica* Willd., *Pistacia vera* L., *Colutea orbiculata* Sumn., *Amygdalus bucharica* Korsh., *Rosa ecae* Aitch., *Vitis vinifera* L., *Cerasus verrucosa* (Franch.) Nevski. В долине р. Тупаланг встречается гораздо реже; нами найден близ пос. Хардури.

Рис. 11. Ареал *Korshinskya kopetdaghensis.*



Korshinskya **Lipsky**

Sect. *Albiflorae* M. Pimen. et Kljuykov sect. nov. — Caules fistulosi, dentes calycis nulli, petala alba, endospermium ventre profunde emarginatum.

Typus: *K. kopetdaghensis* (Korov.) M. Pimen. et Kljuykov.

K. kopetdaghensis (Korov.) M. Pimen. et Kljuykov comb. nov. — *Physospermum kopetdaghense* Korov. 1924, Бот. мат. (Ленинград) 5, 6 : 84; Коровин, 1950, Фл. Туркм. 5 : 193. — *Scaligeria kopetdaghensis* (Korov.) Schischk. 1950, Фл. СССР, 16 : 207; В. В. Никитин, 1965, Илл. опред. раст. окр. Ашхабада : 262.

Лектотип: «Inter Tschuli et Cheirabad, n° 2449, 26 VI 1898, D. Litwinow» (LE).

Распространение. Известен только из западного и центрального Копетдага (рис. 11), где является видом, довольно широко распространенным по мелкощебнистым склонам, среди зарослей мезофильных и мезоксерофильных деревьев и кустарников, арчевников и колючеподушечников. Широкое распространение вида в Копетдаге позволяет предположить, что он может быть встречен в прилегающей части Хорассанских гор в Иране. Однако никаких данных о распространении вида вне границ СССР нет.

Sect. *Korshinskya.* — Caules solidi, dentes calycis teretes, petala flava, endospermium ventre concavum.

Typus: *K. olgae* (Regel et Schmalh.) Lipsky.

K. olgae (Regel et Schmalh.) Lipsky, 1900, Acta Horti Petropol. 18, 1 : 60; id. 1904, Acta Horti Petropol. 23, 1 : 153; О. и Б. Федченко, 1909, Переч. раст. Туркест. 3 : 125; Коровин. 1950, Фл. СССР, 16 : 420; он же, 1950, Фл. Туркм. 5 : 193; он же, 1959, Фл. Узбек. 4 : 353; Закиров, 1961, Фл. растит. басс. Зеравш. 2 : 282; Р. Камелин, 1971, Фл. растит. ущ. реки Варзоб : 194. — *Physospermum olgae* Regel et Schmalh. 1881, Изв. Общ. любит. естествозн. антропол. этногр. 18 : 40; Козо-Полянский, 1915, Вест. Тифл. бот. сада, 3, 4 : 153. — *Conopodium olgae* (Regel et Schmalh.) K.-Pol. 1915, Bull. Soc. Nat. Moscou, ser. 2, 29 : 205.

Тип: «In Kokania, in angustis prope Schagimardan, O. Fedtschenko» (LE).

Распространение. Самый распространенный вид рода *Korshinskya*, встречается на хребтах Туркестанском, Алайском, Зеравшанском, Гиссарском, Нуратау, Кугитанг, в низкогорьях Южного Таджикистана, Каратегинском, Петра I, Дарвазском и в Западном Бадахшане (рис. 10). Вероятно, будет найден в прилегающей части Афганистана. Встречается в зарослях мезофильных деревьев и кустарников (кленовниках, экзохордниках и др.), по их опушкам, на полянах, в долинах ручьев, на мелкощебнистых полузакрепленных склонах на высоте 900—2900 м над ур. м.

K. bupleuroides Korov. 1924, Бот. мат. (Ленинград) 5, 6 : 83; Коровин, 1950, Фл. СССР, 16 : 420; он же, 1959, Фл. Узбек. 4 : 353; Б. Комаров, 1967, Опред. раст. Сев. Тадж. : 333.

Тип: «Ходжентский у., Моголтау, г. Спа, известняки, n° 274, 24 VI 1923, М. Г. Попов, А. И. Введенский» (TAK).

Распространение. Узкий эндемик западной известняковой части хребта Моголтау (рис. 10), где растет на травянистых склонах среди зарослей мезофильных кустарников, около скал, на плоских ка-

менистых гребнях. В рукописи обработки зонтичных для «Флоры Таджикистана» Коровин свел свой вид в синонимы *K. olgae*. Соглашаясь с несомненной близостью обоих видов, мы все-таки считаем, что ранее зафиксированные различия по числу лучей зонтиков (5—9 у *K. bupleuroides* и 11—20 у *K. olgae*) можно принять как критерий видового различия. Отличаются эти виды также формой фуникулуса — в виде широкой выемки у *K. olgae* и более узкой у *K. bupleuroides*. Последний вид по форме выемки фуникулуса приближается к *K. kopetdaghensis*. Отнесение данного вида во «Флоре СССР» (т. XVI : 414) в синонимику *Hymenolyma bupleuroides* (Schrenk) Korov. основано на явном недоразумении (Шишкин, 1950).

ЛИТЕРАТУРА

Камелин Р. В. (1973). Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., Наука. — Клюйков Е. В., Пименов М. Г., Тихомиров В. Н. (1976). *Elaeosticta* Fenzl — род семейства *Umbelliferae*, самостоятельный по отношению к *Scaligeria* DC. Бюл. МОИП, отд. биол., 81, 6. — Клюйков Е. В., Пименов М. Г., Тихомиров В. Н. (1977). *Bunium capillifolium* Kar. et Kir.: таксономия, география, экология. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 10. — Козо-Полянский Б. М. (1915). О малоизвестных видах из семейства зонтичных. 2. Вестн. Тифл. бот. сада, 3—4. — Коровин Е. П. (1924). Новые виды зонтичных из Туркестана. Бот. мат. (Ленинград), 5, 6. — Коровин Е. П. (1948). Новые виды сем. зонтичных флоры Узбекистана, 2. Бот. мат. (Ташкент), 12. — Коровин Е. П. (1950а). Род Коржинския — *Korshinskya* Lipsky. В кн.: Флора СССР, 16. М.; Л., Изд. АН СССР. — Коровин Е. П. (1950б). Сем. *Umbelliferae* — Зонтичные. В кн.: Флора Туркмении, 5. Ашхабад, Изд. Туркм. фил. АН СССР. — Липский В. И. (1900). Материалы для флоры Средней Азии. Тр. Петерб. бот. сада, 18, 1. — Пименов М. Г., Клюйков Е. В., Терехин А. Т., Девяткова Г. Н. (1981). Разграничение родов геофильных зонтичных Средней Азии с помощью методов многомерной статистики. Бот. ж., 66, 3. — Шишкин Б. К. (1950). *Scaligeria kopetdaghensis* (Korov.) Schischk. comb. nov., *Danaa denaensis* (B. Fedtsch.) Schischk., род Гименолима — *Hymenolyma* Korov. В кн.: Флора СССР, 16. М.; Л., Изд. АН СССР. — Roux M., Carbonnier J., Cauwet-Marc A. M. (1978). Un exemple d'analyse cladistique: le genre *Bupleurum* L. (*Umbelliferae*). Ombellifères. Contrib. pluridiscip. syst. Actes 2 Symp. int. Perpignan, 1977.— Sneath P. H., Sokal R. R. (1973). Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. San Francisco. — Visiani R. (1849). Flora dalmatica, 3. Lipsiae. — Weinert E. (1970). Zur Nomenklatur und Verbreitung der Gattung *Physospermum* Cuss. Hercinia, 7, 1—3.

Московский государственный университет. Получено 23 IV 1980.

SUMMARY

The taxonomical analysis of some genera of the *Umbelliferae*, related to the genus *Physospermum* by using the methods of numerical phenetics and cladistics on the basis of the description of these taxa in 23 essential characters has been carried out. It is shown that *Scaligeria kopetdaghensis* (*Physospermum kopetdaghense*) belongs to the genus *Korshinskya*, whereas *Astomatopsis galiocarpa* belongs to the genus *Astoma*. The new genus *Sphaerosciadium* endemic to Hissar Mts. is described. 4 new nomenclatural combinations are suggested; the distribution maps of 5 species of the Middle Asia are completed.

УДК 582.675 : 576.312.37 (47)

Н. Д. Агапова

СРАВНИТЕЛЬНО-КРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ НЕКОТОРЫХ ЛЮТИКОВ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

N. D. AGAPOVA. A COMPARATIVE KARYOLOGICAL STUDY OF SOME *RANUNCULUS* SPECIES FROM THE EUROPAEAN PART OF THE USSR

Изучены кариотипы 8 видов лютиков с территории европейской части СССР: *Ranunculus caucasicus* — 2n=16, *R. crimeus* — 2n=16, *R. dissectus* — 2n=16+4B, *R. neapolitanus* — 2n=16, *R. constantinopolitanus* — 2n=32, *R. repens* — 2n=32, *R. nemorosus* — 2n=16, *R. lanuginosus* — 2n=28.

Кариотипы *R. crimeus*, *R. dissectus*, *R. neapolitanus*, *R. nemorosus* исследованы впервые; у *R. caucasicus*, *R. constantinopolitanus*, *R. repens*, *R. lanuginosus* — впервые на отечественном материале.

Несмотря на большое число исследований, посвященных кариологии лютиков, в частности европейских («Хромосомные числа цветковых растений», 1969; «Index. . .», 1973, 1974, 1977), при детальном знакомстве с литературой выяснилось, что в сущности сделано немного. Во-первых, часто нет достаточной документации и, следовательно, уверенности в достоверности видового определения. Во-вторых, в подавляющем большинстве работ сообщаются сведения только о числе хромосом. Исследований кариотипов очень мало. Между тем, несмотря на кажущееся кариотипическое однообразие (преобладание чисел 2n=16 и 2n=14), изучение морфологии хромосом, предпринятое нами на материале с территории европейской части СССР, показало, что комплексы близких видов имеют сходные кариотипы и кариотип для лютиков в некоторых случаях может служить надежным критерием для установления родства. В настоящей работе изложена часть полученных нами результатов.

Материал и методика

Применяли методику давленых препаратов с предобработкой корней в течение 2 ч 0.02%-м раствором колхицина с последующей фиксацией в смеси спирт—уксусная кислота (3 : 1) и окраской по Фёльгену с предварительным холодным гидролизом в HCl (1 : 1) в течение 25 мин.

Использовали молодые корни взрослых растений, собранных в природных местообитаниях и высаженных в горшки в оранжерее и на экспериментальном участке группы биосистематики Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. В работе приведены посевные номера коллекционных растений, им соответствует гербарий, хранящийся в группе биосистематики.[1]

При исследовании препаратов хромосомы зарисовывали с помощью рисовального аппарата РА-4. Измерения проводили на рисунках.

[1] Часть препаратов выполнена Е. А. Земсковой, которой выражаю искреннюю благодарность.

Для характеристики кариотипа измеряли хромосомы 10—20 метафазных пластинок и строили рабочие идиограммы, однако приведенные в статье размеры (и идиограммы) — результат измерения выбранной эталонной пластинки, а не среднее арифметическое. Вслед за B. Kapoor и A. Löve (1970) считаем, что такие данные ближе к истине, так как вычисление средних величин в большинстве случаев привело бы к искажению кариотипической характеристики из-за невозможности у некоторых видов четко идентифицировать определенные хромосомные пары, а также из-за наличия дифференциальной спирализации.

Для характеристики степени асимметрии хромосом вычисляли индекс I^c — отношение короткого плеча к длине всей хромосомы (в %).

Принимая во внимание существующую терминологию (Battaglia, 1955; Levan et al., 1964) и учитывая особенности исследуемых хромосом, мы различаем среди них следующие классы: метацентрические с медианной центромерой (m) и значением индекса I^c=50—45.00; субметацентрические с субмедианной центромерой (sm) и I^c=44.90—25.00; акроцентрические с субтерминальной центромерой (st) и I^c=24.90—7.00. Кроме того, в нашем материале имеются хромосомы, которые мы относим к классу телоцентрических, так как короткое плечо практически отсутствует или оно меньше диаметра одной хроматиды и измерить его достоверно невозможно (размеры меньше ошибки измерения). Такими хромосомами в наборе обычно являются спутничные хромосомы.

Результаты и обсуждение

1. *R. caucasicus* Bieb. — описан с Северного Кавказа, очень полиморфный вид, в СССР широко распространенный по всему Кавказу, в европейской части — только в горном Крыму, в сосновых, буковых и березовых лесах. Крымская раса в отличие от кавказских растений довольно мономорфна. Растения чаще высокие (до 50 см), прикорневые листья крупные (до 12 см в диам.), трехраздельные, средний сегмент разделен на три доли. Экземпляры с рассеченными листьями очень редки. P. Davis (1965) относит крымский материал к ssp. *caucasicus*.

Изученный материал: 1) Крым, Заповедно-охотничье хозяйство, Алушта, подъем на гору Малая Чучель, буковый лес, июнь

ТАБЛИЦА 1

Характеристика хромосом изученных видов рода *Ranunculus*

Хромосомные пары	*R. caucasicus* (Крым)			*R. caucasicus* (Армения)			*R. crimeus*		
	длина плеч, мкм	общая длина хромосомы, мкм	Ic	длина плеч, мкм	общая длина хромосомы, мкм	Ic	длина плеч, мкм	общая длина хромосомы, мкм	Ic
I	3.78+3.64	7.42	49.05	3.24+2.97	6.21	47.82	3.17+2.90	6.07	47.77
II	4.18+1.48	5.66	26.14	3.51+1.35	4.86	27.77	3.24+1.14	4.38	26.02
III	3.37+2.43	5.80	41.89	2.76+1.75	4.51	38.80	2.36+1.95	4.31	45.24
IV	3.51+1.28	4.79	26.72	2.97+1.08	4.05	26.66	2.90+1.08	3.98	27.13
V	3.24+1.14	4.38	26.02	2.43+1.55	3.98	38.94	2.63+1.14	3.77	30.23
VI	3.23+0.67	3.90	17.17	3.51+ S 0.40	3.51	t	3.57+ S 0.26	3.57	t
VII	3.77+ S 0.52	3.77	t	2.49+0.74	3.23	22.91	2.63+0.60	3.23	18.57
VIII	2.56+0.87	3.43	25.36	2.56+0.33	2.89	11.41	2.42+0.54	2.96	18.24

Примечание. S — спутник, t — телоцентрическая хромосома.

1977, Н. Д. Агапова, посевной № 504. 2n=16 (рис. 1, *А*; 2, *А*; табл. 1); 2) Армянская ССР, Кафанский р-н, лес, август 1979, Э. Ц. Габриэлян, посевной № 573, 2n=16 (рис. 2, *Б*; табл. 1).

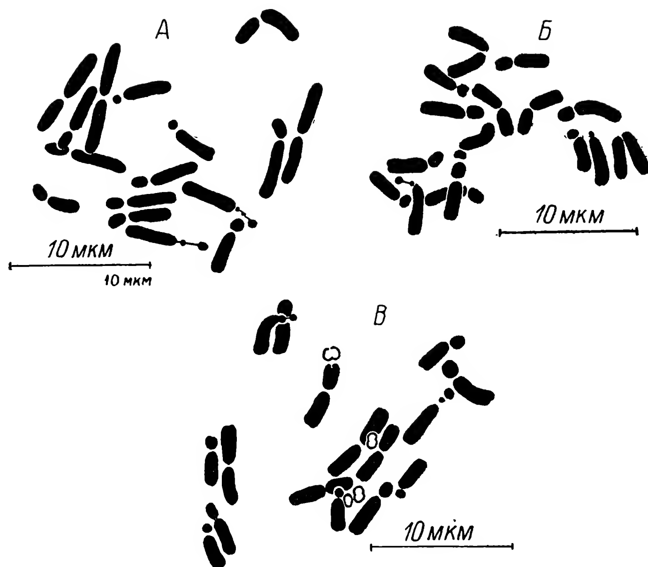


Рис. 1. Хромосомы видов рода *Ranunculus.*

А — *R. caucasicus* (Крым), 2n=16; *Б* — *R. crimeus* 2n=16; *В* — *R. dissectus* 2n=16+4В.

В обоих образцах в хромосомных наборах первая пара хромосом — метацентрическая, пять пар (II, III, IV, V, VIII) — субметацентрические, одна пара (VI) — акроцентрическая и одна пара (VII) — телоцентрическая со спутником, равным по величине диаметру хромосомы. Между образцом из Крыма и образцом из Армении есть некоторые различия: они касаются индексов II и III пар субметацентриков, а также степени асимметрии (VI и VIII пар первого образца и VII и VIII пар второго образца) и места в наборе этих пар и телоцентрической спутничной пары. Не исключено, что при разной степени сокращения хромосом близкие по величине соседние пары могли изменить место в наборе (табл. 1). Кариотип *R. caucasicus* для территории СССР описан нами впервые.

Число хромосом для *R. caucasicus* (2n=16) сообщалось O. Langlet (1927), А. П. Соколовской и О. С. Стрелковой (1948б), П. Г. Жуковой (1961), Т. В. Александровой (1967). Описание кариотипа этого вида имеется только в одной работе (Kurita, 1958). M. Kurita исследовал материал, полученный из Ботанического сада Университета в Тюбингене. Число хромосом 2n=14, размеры их не приведены. Судя по рисунку, кариотип отличается от изученного нами следующими признаками: I и II пары метацентрических хромосом почти равны по величине, III пара также метацентрическая, VI пара имеет хорошо выраженное короткое плечо и маленький спутник. При этом две спутничные хромосомы различаются морфологически общей длиной, длиной короткого плеча и, видимо, величиной спутника. Таким образом, изученный Kurita кариотип является гетерозиготным по спутничной хромосоме.

Учитывая полиморфизм *R. caucasicus*, мы просмотрели препараты, сделанные на кавказском материале, собранном из разных пунктов. По предварительным данным, кариотип довольно однообразен, близок описанным выше двум образцам и отличается от кариотипа *R. caucasicus*, исследованного Kurita (1958).

2. *R. crimeus* Juz. — крымский эндемичный вид, описанный С. В. Юзепчуком в 1950 г. по сборам 1938 г. с горы Малая Чучель. Автором вида и П. Н. Овчинниковым (1937 : 419) указано на сходство *R. crimeus* с *R. brutius* Ten. В качестве отличий отмечены менее округлая и более сильно надрезанная пластинка листьев, а также более короткий носик плодиков у *R. crimeus*. Те же отличительные признаки приводит T. Tutin (1964).



Рис. 2. Идиограммы изученных видов рода *Ranunculus*.

А — *R. caucasicus* (Крым), *Б* — *R. caucasicus* (Армения), *В* — *R. crimeus*, *Г* — *R. dissectus*, *Д* — *R. neapolitanus*, *Е* — *R. nemorosus*.

На наш взгляд, *R. crimeus* отличается от *R. brutius* меньшим размером плодиков, менее закрученным носиком, более узкими влагалищами прикорневых листьев. В литературе имеется единственное сообщение о хромосомном числе *R. brutius* — 2n=16 (Александрова, 1967), определенном на кавказском материале.

R. crimeus, по нашему мнению, очень близок *R. caucasicus*, особенно его крымской расе, различия между этими видами незначительны. Кариотип *R. crimeus* изучен нами впервые у растений, собранных в классическом местообитании.

Изученный материал: Крым, Заповедно-охотничье хозяйство близ Алушты, подъем на гору Малая Чучель, буковый лес, июнь 1977, Н. Д. Агапова, посевной № 505, 2n=16 (рис. 1, *Б*; 2, *В*; табл. 1).

В наборе две пары (I и III) метацентрических хромосом, три пары субметацентрических (II, IV и V), две пары акроцентрических (VII и VIII) и одна (VI) пара телоцентрических спутничных хромосом такого же типа, как у *R. caucasicus*. Кариотипы этих видов очень близки.

3. *R. dissectus* Bieb. — описан М. Биберштейном из Крыма, с горы Чатырдаг. P. Davis (1965) относит крымские растения к ssp. *dissectus*, распространение которого ограничено только горами Крыма, в то время как для Турции различает еще 5 подвидов. *R. dissectus* в Крыму встречается на яйлах. Вид этот очень близок к *R. caucasicus*, который на Кавказе часто образует формы, похожие на *R. dissectus*.

Изученный материал: Крым, Алушта, Заповедно-охотничье хозяйство, гора Малая Чучель, июнь 1977, Н. Д. Агапова, посевной № 503, 2n=16+4B (рис. 1, *В*; 2, *Г*, табл. 2). Как видно из таблицы и рисунка, кариотип очень близок кариотипам *R. crimeus* и *R. caucasicus*; их можно рассматривать как одну кариотипически родственную группу.

4. *R. repens* L. — один из наиболее широко распространенных видов, известный своим полиморфизмом по ряду признаков внешней морфологии (Первова, Гершунина, 1976), а также по строению пыльцы (Мкртчян, Агабабян, 1978). Число хромосом у *R. repens* определялось многими авторами (ХЧЦР, 1969). В подавляющем большинстве работ сообщается число 2n=32. Исключение составляют следующие данные: 2n=16 (Langlet, 1927; Kuzmanov, Kozuharov, 1969); 2n=16, 2n=32 (Bruun, 1932; Mattick, in: Tischler, 1950); 2n=12, 2n=32 (Matsuura, Sutô, 1935); 2n=24 (Marchal, 1920). Число хромосом n=14 (следовательно, 2n=28) приводит G. Tischler (1937). Для растений из Канады P. Scott (1974) указывает 2n=14. Первова и др. (1971) обнаружили у *R. repens* внутривидовую хромосомную

ТАБЛИЦА 2

Характеристика хромосом изученных видов рода *Ranunculus*

Хромосомные пары	*R. neapolitanus* длина плеч, мкм	общая длина хромосомы, мкм	Ic	*R. nemorosus* длина плеч, мкм	общая длина хромосомы, мкм	Ic	*R. dissectus* длина плеч, мкм	общая длина хромосомы, мкм	Ic
I	3.64+3.44	7.08	48.58	4.29+2.53	6.82	37.09	2.73+2.66	5.39	49.35
II	5.26+1.43	6.69	21.37	3.25+2.99	6.24	47.91	2.60+1.82	4.42	41.17
III	3.90+2.08	5.98	34.78	4.48+1.56	6.04	25.16	2.73+1.49	4.22	35.30
IV	4.74+1.23	5.97	20.60	3.57+2.14	5.71	37.47	2.73+1.10	3.83	28.72
V	3.25+2.34	5.59	41.86	4.16+1.30	5.46	23.80	2.47+1.10	3.57	30.81
VI	4.55+0.91	5.46	16.66	4.22+1.04	5.26	19.77	3.31+ S 0.52	3.31	t
VII	5.20+	5.20	t	4.22+0.71 S 0.30	4.93	14.40	2.60+0.58	3.18	18.23
VIII	3.51+0.91	4.42	20.58	4.68+	4.68	t	2.27+0.58	2.85	20.35

изменчивость, выраженную в полиплоидии и полисомии. Эти авторы приводят для данного вида следующий ряд чисел: 2n=16, 18, 20, 24 (триплоид), 28. К сожалению, в работе отсутствуют иллюстрации. Все эти данные свидетельствуют о большом кариотипическом разнообразии внутри вида. Помимо двух основных чисел x=7 и 8, наблюдаются различия в степени плоидности (триплоиды и тетраплоиды), а также полисомия на диплоидном и полиплоидном уровнях. Загадочное число 2n=12 указано только в одной работе (Matsuura, Sutô, 1935), у *R. repens* преобладают x=8 и тетраплоидные (2n=32) формы. При этом не исключено, что часть 32-хромосомных форм является автополиплоидами, а часть — гибридного происхождения. Несмотря на большое число публикаций (ХЧЦР, 1969), хороших изображений хромосом *R. repens* почти нет. Анализ кариотипа *R. repens* имеется только в одной работе (Kurita, 1958). Изучен материал, полученный из Ботанического института в Коимбре. Судя по рисунку, кариотип может быть автотетраплоидным. В отличие от нашего материала в наборе 8 метацентрических и 4 субметацентрических хромосом, 4 спутничные хромосомы того же типа, что и в нашем материале. C. Heiser и T. Whitaker (1948), сообщая число 2n=32 для растений из Калифорнии, указывают, что *R. repens* — диплоид. Неясно, на каких данных основывают авторы свое заключение, так как работа в основном компилятивная.

Изученный материал: Крым, Алуштинский р-н, гора Демерджи, верхняя граница леса у ручья, сентябрь 1979, В. С. Чупов, посевной № 565, 2n=32 (рис. 3 и 4, табл. 3). Размеры хромосом — от 6.36 до 3.51 мкм, убывающий по величине ряд очень постепенный, идентификация хромосомных пар в основном возможна благодаря значительным различиям в степени асимметрии близких по размеру пар. Хромосомный набор морфологически можно охарактеризовать как диплоидный. В наборе одна (V) пара метацентрических хромосом, восемь пар (I, III, IV, VI, VII—IX, XIII) — субметацентрические, пять пар (II, XI, XII, XV, XVI) — акроцентрические и две пары (X и XIV) — телоцентрические, X пара имеет маленький спутник, XIV, вероятнее всего, тоже спутничная. У XIV пары спутник наблюдать не удалось; но такой морфологический тип хромосом у лютиков встречался только у спутничных хромосом. Не исключен гибридогенный характер изученного кариотипа.

На материале с территории европейской части СССР и Кавказа для *R. repens* нами определены числа (без анализа морфологии хромосом) еще из трех пунктов: 1) Мурманская обл., г. Кировск, август 1979, П. Г. Жукова, посевной № 553, 2) Крым, Гурзуф, берег озера, июнь 1970, Н. Д. Агапова, Л. И. Вахтина, посевной № 479, 3) Западное Закавказье,

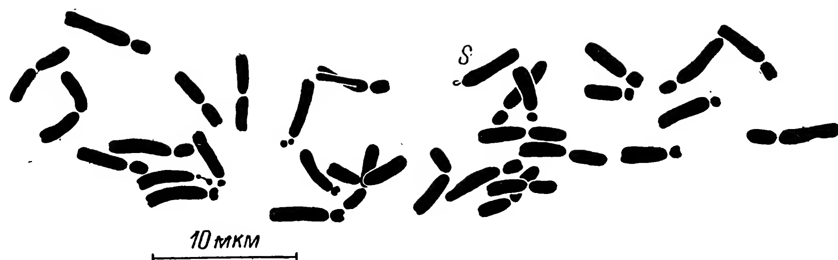


Рис. 3. Хромосомы *Ranunculus repens*, 2n=32.

Адлер, Красная поляна, буковый лес, октябрь 1977, Л. И. Вахтина, посевной № 531. Для всех трех образцов число хромосом 2n=32.

ТАБЛИЦА 3

Характеристика хромосом *Ranunculus repens*

Хромосомные пары	Длина плеч, мкм	Общая длина хромосомы, мкм	Ic	Хромосомные пары	Длина плеч, мкм	Общая длина хромосомы, мкм	Ic
I	3.57+2.79	6.36	43.86	X	4.61+	4.61	t
II	4.68+1.04	5.72	18.18		S 0.26		
III	3.51+2.21	5.72	38.63	XI	3.77+0.65	4.42	14.70
IV	3.77+1.56	5.33	29.26				
V	2.60+2.60	5.20	50.00	XII	3.38+0.97	4.35	22.29
VI	3.77+1.30	5.07	25.64	XIII	2.73+1.30	4.03	32.25
VII	2.86+2.01	4.87	41.27	XIV	4.09+	4.09	t
VIII	3.12+1.69	4.81	35.13	XV	3.64+0.32	3.96	8.08
IX	3.44+1.30	4.74	27.42	XVI	2.73+0.78	3.51	22.22

5. *R. neapolitanus* Ten. — описан из Италии, в СССР встречается только в горном Крыму.

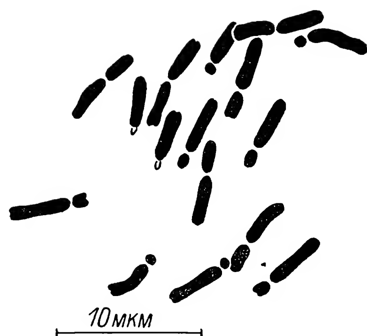
Изученный образец: Крым, Гурзуф, июнь 1977, Н. Д. Агапова, посевной № 501, 2n=16 (рис. 5; 2, *Д*; табл. 2). Размеры хромосом набора — от 7.08 до 4.42 мкм. В наборе одна пара (I) — метацентрическая, две пары (III и V) — субметацентрические, четыре пары (II, IV, VI и VIII) — акроцентрические, VII пара, по-видимому, является телоцентрической с маленьким деспирализованным спутником, а кроме того, имеет вторичную перетяжку на дистальном конце длинного плеча (длина 0.52 мкм). Хорошо выражена перетяжка только на одной метафазной пластинке, на других — едва заметна или не видна совсем. Хромосомные пары хорошо идентифицируются благодаря различиям в степени асимметрии — различия по общей длине хромосом незначительны и постепенны. Кариотип *R. neapolitanus* описан нами впервые. Число 2n=16 известно только из одного литературного источника (Tutin, 1964).

6. *R. constantinopolitanus* (DC.) D'Urv. — вид, в европейской части СССР встречающийся только в горном Крыму. Распространен в Румынии, на Балканах, в Греции, на Кавказе, в северном Ираке, Иране, Турции, на Кипре и в Западной Сибири (Davis, 1965). Многие авторы указывали на вариабельность этого вида по форме листьев, размеру цветков. Подробное знакомство с живым материалом из Крыма и изучение кавказского гербария и литературы показали следующее: распространение *R. constantinopolitanus* на Кавказе не совсем ясно и требует уточнения.



Рис. 4. Идиограмма *Ranunculus repens*.

Рис. 5. Хромосомы *Ranunculus neapolitanus*, 2n=16.



Образцы из Западного Закавказья и Кабардино-Балкарии отличаются от южно- и восточнозакавказских. Интересно, что Дэвис, хорошо знакомый с турецким материалом по этому виду (*R. constantinopolitanus* описан из Турции), при просмотре гербария LE отнес к этому виду образцы из Азербайджанской ССР, Дагестанской АССР и Нахичеванской АССР. При этом отогнутые чашелистики — признак, характерный для вида и всегда постоянный в Крыму — на этом материале нечетко выражен, что позволило Дэвису поставить знак вопроса в скобках при характеристике *R. constantinopolitanus* (Davis, 1965). Крымская раса более однородна по морфологическим признакам и отличается, по нашему мнению, от кавказского материала. А. Г. Еленевский и Т. Г. Дервиз-Соколова (1979) рассматривают *R. constantinopolitanus* в качестве подвида *R. villosus* DC., указывая в качестве основного отличия от типового подвида длину волосков. Поддерживаем точку зрения Davis (1965) о необходимости биосистематического изучения этого вида для понимания его границ и статуса. Наши и литературные кариологические данные подтверждают эту необходимость.

Изученный образец: Крым, Ангарский перевал, лес, 752 м над ур. м., июнь 1977, Н. Д. Агапова, посевной № 502, 2n=32 (рис. 6, табл. 4). Размеры хромосом — от 7.28 до 3.9 мкм. Общая длина хромосом набора — 160.55—177.45 мкм. На рис. 6 показана приблизительная группировка хромосом на классы по величине и степени асимметрии. Характеристика хромосом представлена в табл. 4. Ввиду большого разброса в величине центромерных индексов идентификация хромосом по классам для всего кариотипа может быть сделана только приблизительно: I—IV пары мета-субметацентрические, V, VII и XI — субметацентрические-акроцентрические. Определенно классифицируются следующие пары: X и XII — субметацентрические, VIII, IX, XIII и XIV — акроцентрические, XV—XVI — телоцентрические. Последние, по-видимому, являются спутничными, морфологически выраженного спутника не удалось наблюдать ни разу, но хорошо видна нить.

В литературе для *R. constantinopolitanus* указано число хромосом 2n=14 (Langlet, 1936; Kurita, 1957) и 2n=42 (Larter, 1932; Goepfert, 1974). Кариотип изучен только Kurita (1957) на материале, полученном из Ботанического сада в Милане. Судя по рисунку в этой работе, в 14-хромосомном наборе имеется две пары (I и II) симметричных хромосом, одна пара — субметацентрических и четыре пары субметацентрических-акроцентрических хромосом, из которых VI — спутничная. Таким образом, по литературным данным, у этого вида основное число x=7. Трудно обсуждать имеющийся материал, так как он недостаточно документирован. Не исключено также, что изученный нами кариотип мог произойти от кариотипа с 2n=14 и x=7 путем поперечного деления метацентрической хромосомы, давшей два телоцентрика. Желательно кариосистематическое изучение этого вида на материале с территории Турции, Кавказа и Балкан.

ТАБЛИЦА 4

Характеристика хромосом *Ranunculus constantinopolitanus*

Хромосомные пары	Общая длина хромосом, мкм
I—II	7.28—6.11
III—IV	5.85—4.94
V—VII	5.98—5.07
VIII—IX	5.20—4.68
X	4.94—4.81
XI	4.94—4.94
XII	4.94—4.68
XIII	4.81—4.81
XIV	4.29—3.90
XV—XVI	4.16—3.90



Рис. 6. Хромосомы *Ranunculus constantinopolitanus*, 2n=32.

7. *R. nemorosus* DC. — европейский вид, встречающийся в СССР в Центральном и Западном районах.

Изученный образец: Закарпатская обл., Квасовский Менчул, близ дер. Квасы, 24 VII 1971, Н. Д. Агапова, посевной № 307, 2n=16 (рис. 7; 2, *E*; табл. 2). Размеры хромосом — от 6.82 до 4.68 мкм. В наборе I, III и IV пара — субметацентрики, II — метацентрики, три пары (V, VI, VII) — акроцентрики, из них VII — спутничная. Последняя по величине VIII пара — телоцентрик с маленьким спутником, часто деспирализованным — в этом случае видна только нить. Таким образом, в диплоидном наборе имеются две пары спутничных хромосом, заметно различающихся по морфологии.

Число хромосом 2n=16 неоднократно сообщалось для этого вида разными авторами (Langlet, 1932; Gregory, 1941; Mattick, (in: Tischler, 1950); Hess, 1955; Александрова, 1967; Goepfert, 1974). Mattick (in: Tischler, 1950), кроме того, указывает еще число 2n=32. Кариотип до сих пор не исследовался, изучен нами впервые.

8. *R. lanuginosus* L. — распространен в Западном, Центральном и отчасти Восточном районах европейской части СССР, а также в Европе, за исключением северных и южных районов.

Изученный образец: Закарпатская обл., Квасовский Менчул, Джорджева прилука, лес, июль 1971, Н. Д. Агапова, посевной № 309, 2n=28 (рис. 8). Хромосомы крупные — от 13.65 (10.40) до 5.98 (5.03) мкм. Общая суммарная длина хромосом набора 199.94 (242.71) мкм. Хромосомы можно разбить на группы, близкие по размеру и степени асимметрии, в общем кариотип выглядит тетраплоидным. На рис. 8 видно, что самые крупные восемь хромосом — метацентрические, близки им по значению индекса 9—12-я хромосомы. Остальные хромосомы набора — акроцентрические (I^c=11.53—23.91), в том числе 2 или 3 спутничные хромосомы (I^c=11.11—21.73). По-видимому, благодаря дифференциальной спирализации разные классы хромосом варьируют в разных метафазных пластинках по длине и, следовательно, по относительной длине — своему месту в наборе. Так, пара бо́льших по длине спутничных хромосом занимает 11—12, 14—15, 17 и 18-е места в наборе; третья, меньшая по размеру спутничная хромосома — 23, 24, 25 и 27-е места. В связи с этим построить идиограмму ни по средним величинам, ни по одной пластинке не представлялось возможным. На рис. 8 мы приводим одну из пластинок, на которой видны три спутничные хромосомы.

Число хромосом 2n=28 неоднократно сообщалось для *R. lanuginosus* (Bruun, 1932; Соколовская, Стрелкова, 1948б; Hess, 1955; Tomaszevski, 1959; Marchi, 1968). В работе A. Tomaszevski (1959) приводится рисунок



Рис. 7. Хромосомы *Ranunculus nemorosus*, 2n=16.



Рис. 8. Хромосомы *Ranunculus lanuginosus*.

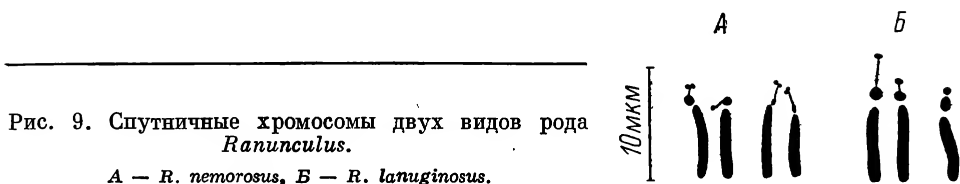


Рис. 9. Спутничные хромосомы двух видов рода *Ranunculus*.

А — R. nemorosus, Б — R. lanuginosus.

метафазной пластинки микротомного препарата, на которой морфология хромосом видна плохо. Числа 2n=14 и 2n=28 указывает G. Tischler (1934), а Mattick (in: Tischler, 1950) — 2n=28 и 2n=32. Для *R. lanuginosus* с территории Италии F. Garbari и N. Tornadore (1970) определили 2n=32. Не исключено, что у этого вида два основных числа.

Очень интересно исследование H. Hess (1955) трех видов группы Nemorosus и *R. lanuginosus*, который этот автор рассматривает как близкородственный этой группе вид. Hess экспериментально установил, что *R. nemorosus*, *R. radicescens* Jord. и *R. polyanthemophyllus* Koch et Hess скрещиваются между собой и дают фертильные гибриды (у этих видов Hess определил числа 2n=16, а у *R. lanuginosus* — 2n=28). Оказалось, что *R. lanuginosus* не скрещивался ни с одним видом из группы Nemorosus.

Из полученных нами данных следует, что кариотип *R. lanuginosus* значительно отличается от кариотипа *R. nemorosus*, различия касаются не только чисел, но и морфологии хромосом, в частности спутничных (рис. 9). Можно заключить, что кариотипически *R. lanuginosus* далек от видов группы Nemorosus.

В заключение можно сделать следующие выводы.

1. *R. caucasicus*, *R. crimeus* и *R. dissectus* — кариотипически очень близкие виды. Это согласуется с нашим представлением о близости этих видов, основанном на сходстве по признакам внешней морфологии. Некоторые признаки кариотипического сходства с этой группой видов имеются у *R. repens*.

2. В диплоидном наборе *R. nemorosus* нами впервые обнаружены две пары спутничных гетероморфных хромосом — акроцентрическая и телоцентрическая.

3. Кариотипы *R. nemorosus* и *R. lanuginosus* значительно различаются по основному числу (соответственно x=8 и x=7), соматическому числу (2n=16 и 2n=28), по длине хромосом (у *R. lanuginosus* хромосомы значительно длиннее), а также числом (на геном) и морфологией спутничных хромосом. Это свидетельствует об отсутствии близкого родства данных видов и объясняет невозможность их скрещивания.

4. У *R. dissectus* обнаружены B-хромосомы, резко отличающиеся по величине от хромосом набора.

5. Кариотипическая характеристика *R. constantinopolitanus* (2n=32, x=8) отличается от литературных данных по этому виду (x=7, 2n=14 и 2n=42). Желательно кариосистематическое изучение материала из основных районов ареала.

ЛИТЕРАТУРА

А л е к с а н д р о в а Т. В. (1967). Кариогеографическая характеристика некоторых кавказских видов *Ranunculus* L. Бот. ж., 52, 1. — Е л е н е в с к и й А. Г., Д е р в и з - С о к о л о в а Т. Г. (1979). Заметка о *Ranunculus constantinopolitanus* D'Urv. и близких видах. Нов. сист. высш. раст., 16. — Ж у к о в а П. Г. (1961).

Кариология некоторых видов *Ranunculaceae* в Полярно-альпийском ботаническом саду. Бот. ж., 46, 3. — Малахова Л. А. (1971). Число хромосом высокогорных растений Западного Саяна. Науч. докл. высшей школы, Биол. науки, 1. — Мкртчян С. С., Агабабян В. Ш. (1978). О палиноморфологических типах армянских лютиковых. Биол. ж. Армении, 31, 3. — Первова Ю. О., Вайнагій Т. В., Гершунина Л. М. (1971). До питання про полиплоідію у жовтеце повзучого (*Ranunculus repens* L.). Укр. бот. ж., 28, 1. — Первова Ю. А., Гершунина Л. М. (1976). О внутривидовой изменчивости *Ranunculus repens* L. Бюл. МОИП, отд. биол. 81, 4. — Соколовская А. П., Стрелкова О. С. (1948а). Географическое распределение полиплоидов. II. Исследование флоры Алтая. Уч. зап. Лен. пед. инст. им. А. И. Герцена, 66. — Соколовская А. П., Стрелкова О. С. (1948б). Географическое распределение полиплоидов. III. Исследование флоры альпийской области центрального Кавказского хребта. Уч. зап. Лен. пед. инст. им. А. И. Герцена, 66. — Овчинников П. Н. (1937). Род *Ranunculus* L. В кн.: Флора СССР, 7. М.; Л. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Ред. Ан. А. Федоров. — Юзепчук С. В. (1950). Бот. матер. герб. БИН им. В. Л. Комарова АН СССР, XII. — Battaglia E. (1955). Chromosome morphology. Caryologia, 8 : 189. — Bruun H. G. (1932). Cytological studies in *Primula* with special reference to the relation between the karyology and taxonomy of the genus. Symbolae Bot. Upsalensis, 1, 1. — Davis P. H. (1965). *Ranunculus*. In: Flora of Turkey, 1. — Garbari F., Tornadore N. (1970). In Numeri cromosomici per la flora Italiana. Inform. Bot. Ital., 2 : 74. — Goepfert D. (1974). Karyotypes and DNA content in species of *Ranunculus* L. and related genera. Bot. Notiser, 127 : 464. — Gregory W. C. (1941). Phylogenetic and cytological studies in the *Ranunculaceae* Juss. Trans. Amer. Phil. Soc., 31, 5 : 443. — Heiser C. B., Whitaker T. W. (1948). Chromosome number, polyploidy and grouth habit in California weeds. Amer. J. Bot., 35, 3 : 179. — Hess H. (1955). Systematische und zytogenetische Untersuchungen an einigen Ranunculus-Arten aus Nemorosus-gruppe. Ber. Sch. Bot. Gesel., 65 : 272. — Index to plant chromosome numbers for 1967—1971. (1973). Ed. by R. J. Moore. Regnum vegetabile, a series of publication for plant taxonomists, 90. — Index to plant chromosome numbers for 1972. (1974). Ed. by R. J. Moore. Reg. veget., 91. — Index to plant chromosome numbers for 1973—1974. (1977). Ed. by R. J. Moore. Reg. veget., 96. — Kapoor B. M., Löve A. (1970). Chromosomes of Rocky Mountain *Ranunculus*. Caryologia, 23, 4 : 575. — Kurita M. (1957). Chromosome studies in *Ranunculaceae*. III. Karyotypes of the subtribe *Ranunculinae*. Rep. Biol. Inst. Ehime Univ., 2 : 1. — Kurita M. (1958). Chromosome studies in *Ranunculaceae*. X. Karyotypes and chromosome numbers of some genera. Rep. Biol. Inst. Ehime Univ., 6 : 9. — Kuzmanov B., Kozuharov S. (1969). Chromosome numbers of flowering plants in Bulgaria. 2. Izv. Bot. Inst. (Sofia), 19 : 109. — Langlet O. F. (1927). Beiträge zur Zytologie der Ranunculaceen. Svensk. Bot. Tidscr., 21, 1 : 1. — Langlet O. F. (1932). Über Chromosomenverhältnisse und Systematik der *Ranunculaceae*. Svensk. Bot. Tidskr., 26, 4 : 381. — Langelet O. F. (1936). Några bidrag till kännedomen om kromosomtalen inom *Nymphaeaceae*, *Ranunculaceae*, *Polemoniaceae* och *Compositae*. Svensk. Bot. Tidscr., 30, 3 : 288. — Larter L. N. H. (1932). Chromosome variation and behavior in *Ranunculus* L. J. Genetics, 26, 2 : 255. — Levan A., Fredga K., Sandberg A. (1964). Nomenclature for centromeric position on chromosomes. Hereditas, 52, 2 : 201. — Marchal E. (1920). Réchèrches sur les variations numériques des chromosomes dans la série végétale. Acad. Roy. Belgique, Cl. Sci. Mém., 4, 3 : 5. — Marchi P. (1968). Sull'utilità di due indici ricavati dalla elaborazione biometrica dei dati. Giorn. Bot. Ital., 102 : 569. — Matsuura H., Sutô T. (1935). Contributions to the idiogram study in phanerogamous plants. I. J. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ., Ser. 5, Bot., 5, 5 : 33. — Scott P. J. (1974). In: IOPB chromosome number reports XLIII, Taxon, 23 : 193. — Sorsa V. (1962). Chromosomenzahlen Finnischer Kormophiten I. Ann. Acad. Sci. Fennica, ser. A, IV, Biol., 58:1. — Tischler G. (1934). Die Bedeutungen der Poliploidie für die Verbreitung der Angiospermen erläutert an den Arten Schleswig-Holsteins mit Ausblicken auf andere Florengebiete. Bot. Jahrb., 67 : 1. — Tischler G. (1937). Die Halligenflora der Nordsee im Lichte cytologischer Forschung. Cytologia, Fujii Jub. Vol. : 162. — Tischler G. (1950). Die Chromosomenzahlen der Gefässpflanzen Mitteleuropas. S-Gravenhage, Uitgeverij Dr. W. Junk. — Tomaszevski A. (1959). Badania cytologiczne nad czterema gatunkami rodzaju *Ranunculus* L. (cytological studies in for species of the genus *Ranunculus* L.). Acta Soc. Bot. Polon., 28, 4 : 695. — Tutin T. G. (1964). *Ranunculus*. In: Flora Europea, 1. Cambridge.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 27 III 1980.

SUMMARY

The karyological study of 8 species of the genus *Ranunculus* from the european part of the USSR has been carried out. The following chromosome numbers are registered: *R. caucasicus* Bieb. —2n=16, *R. crimeus* Juz. —2n=16, *R. dissectus* Bieb. —2*n*=16+4B, *R. neapolitanus* Ten. —2n=16, *R. constantinopolitanus* (DC)d'Urv — 2n=32, *R. repens* L. —2n=32, *R. nemorosus* DC —2n=16, *R. lanuginosus* L. — 2n=28.

The karyotypes of *R. crimeus*, *R. dissectus*, *R. neapolitanus*, *R. nemorosus* are described for the first time. There are 2 pairs of heteromorphic satellite chromosomes in the set of *R. nemorosus*. The karyotypes of *R.constantinopolitanus* from the Crimea differ from the published data.

УДК 576.312.32/.38

Л. И. Свешникова, В. Г. Гриф

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕТОДОВ ВЫЯВЛЕНИЯ ГЕТЕРОХРОМАТИНОВЫХ СЕГМЕНТОВ ХРОМОСОМ В СРАВНИТЕЛЬНОЙ КАРИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

L. I. SVESHNIKOVA, V. G. GRIF. ON USING THE METHODS OF HETEROCHROMATIC SEGMENTS OF CHROMOSOMES DISCOVERY IN COMPARATIVE CARYOLOGY OF PLANTS

Хромосомы видов из родов *Trillium*, *Galanthus*, *Leucojum* исследованы методом холодовой предобработки корней перед фиксацией и методом Гимза. Показана возможность применения этих методов для целей сравнительной кариологии. Специфичность исчерченности хромосом является ценным критерием для выявления систематического положения видов.

Изучение природы и функции гетерохроматина является в настоящее время одной из важнейших проблем цитологии и цитогенетики. С появлением новых методов дифференциальной окраски хромосом появилась возможность различать эу- и гетерохроматиновые участки хромосом практически у всех видов растений и животных. Для сравнительно-кариологических исследований исключительно важен тот факт, что характер распределения гетерохроматиновых сегментов и их размеры в хромосомах каждого таксона более или менее постоянны, что может являться дополнительным и очень важным признаком для идентификации как отдельных хромосом набора, так и самих таксонов. С помощью этих методов удается идентифицировать ранее не различимые хромосомы набора, определять структурные перестройки хромосом, сравнивать таксоны по количеству гетерохроматина (Щапова, 1977; Чугункова, Шевцов, 1977), судить об изменении кариотипа в эволюции (Hsu, 1973; Раджабли, Графодатский, 1977).

Одним из методов выявления гетерохроматина, предшествующим дифференциальной окраске хромосом, является холодовая предобработка материала перед фиксацией. Метод был предложен C. Darlington и L. La Cour (1938). Этим методом были изучены гетерохроматиновые сегменты ряда растений: *Paris*, *Trillium* (Darlington, La Cour, 1938, 1940; Wilson, Boothroyd, 1941, 1944; Kurabayashi, 1948; Bailey, 1952, 1954, 1958; Shaw, 1959; Dyer, 1964a, b; Fucuda, 1973, и др.); *Fritillaria*, *Vicia* (Pelc, La Cour, 1960; Dyer, 1963; La Cour, 1978); *Crepis capillaris* (Гриф, 1963); *Tulbaghia* (Vosa, 1966); *Haplopappus gracilis* (Ames, Mitra, 1968); *Scilla* (Baumann, 1971) и др. Больших успехов в использовании метода холодового выявления гетерохроматиновых сегментов добились японские цитологи: Kurabayashi (1957, 1958), Kurabayashi, Saho (1957a, b); Haga (1956, 1969, 1974), Kozuka, Kurabayashi (1960), Watanabe, Kayano (1971), Haga, Watanabe, Kanazawa (1974), Haga, Watanabe, Ushino (1974) и др. Ими проведен кариологический и геномный анализ не только всех японских видов и гибридов рода *Trillium*, но и популяционный анализ вида *T. camschatcense* Ker-Gawl. из многих мест обитания.

Несмотря на большие успехи, метод холодовой предобработки все же ограничен в применении, так как дает хорошие результаты только у немногих объектов. Методы дифференциальной окраски хромосом более универсальны и позволяют выявлять гетерохроматиновые сегменты практически у всех исследуемых объектов.

Поразительные результаты в применении методов дифференциальной окраски достигнуты в настоящее время при изучении хромосом человека, млекопитающих, птиц, рептилий. Начиная с 1972 г. эти методы применяются при изучении хромосом растений; главным образом — С-метод, выявляющий конститутивный гетерохроматин (Vosa, Marchi, 1972a; Vosa, 1973, 1979; Schweizer, 1973; Marks, Schweizer, 1974; Тихонович, 1974, 1975а, б; Щапова, 1974; Щапова и др., 1975; Щапова, Кобылянский, 1976; Tanaka, Taniguchi, 1975; Абрамова, 1977, 1978; Чугункова и др., 1978, и др.).

Сейчас указанным методом исследовано более 100 видов цветковых растений из 15 семейств. В теоретическом отношении большой интерес представляют работы C. Vosa (1973, 1976a, b) по родам *Scilla* и *Allium*, D. Schweizer u F. Ehrendorfer (1976) и F. Ehrendorfer с соавторами (1977) по роду *Anacyclus*, а также работы J. Greilhüber (1977) и J. Greilhüber и F. Speta (1976, 1977, 1978) по роду *Scilla*. В этих работах рассматриваются следующие вопросы: насколько методы дифференциальной окраски хромосом, в частности метод Гимза, расширяют возможности классического кариотипического анализа, какое соответствие существует между группировкой таксонов по характеру исчерченности хромосом и по внешней морфологии растений, насколько вариабельны выявляемые сегменты хромосом и как это коррелирует с другими ядерными параметрами и эволюционными механизмами.

Показано значение применения методов дифференциальной окраски хромосом для решения вопросов таксономии и эволюции растений.

Материал и методика

В последние годы мы проводили исследования по выявлению гетерохроматиновых сегментов хромосом способом холодовой предобработки на видах рода *Trillium* L. и методом Гимза на видах родов *Galanthus* L., *Trillium*, *Leucojum* L. Материалом послужили виды *Trillium camschatcense* Ker-Gawl. и *T. rhombifolium* Kom. с Дальнего Востока, а также *Galanthus nivalis* L., *G. plicatus* Bieb., *G. bortkewitschianus* G. Koss, *G. woronowii* Losinsk., *G. lagodechianus* Kem.-Nath., *Leucojum nicaeënse* Ard., *L. autumnale* L., *L. pulchellum* Salisb., *L. vernum* L. из коллекции З. Т. Артюшенко (Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград). Объектом изучения были хромосомы корневой меристемы указанных растений.

Кончики корней видов *Trillium* выдерживали при температуре 0° в течение 72—96 ч, затем фиксировали по Карнуа (6 : 3 : 1) 24 ч и окрашивали по Фёльгену (Гриф и др., 1977). Кончики корней *Galanthus* и *Leucojum* обрабатывали колхицином 0.2% — 5 ч, фиксировали в ледяной уксусной кислоте или по Карнуа (3 : 1) в течение 12—24 ч. Для дифференциальной окраски применяли обычную методику (Vosa, Marchi, 1972a; Щапова, 1977), используя насыщенный раствор $Ba(OH)_2$ при 60° в течение 7 мин для видов *Trillium* и 10 мин для видов *Galanthus* и *Leucojum*. После промывки препаратов 1—2 с в 1N HCl для удаления следов бария препараты промывали в трех сменах дистиллированной воды 10 мин, высушивали на воздухе и выдерживали в $2 \times$ SSC (pH=7.0) при 60°: виды *Trillium* — 2 ч, виды *Galanthus* и *Leucojum* — 30—45 мин. Краситель Гимза в разведении 1 : 20 приготовлен на фосфатном буфере (pH=7.0). Время окраски — 30—60 мин. После промывки в дистиллированной воде и высушивания препараты проводили через бутиловый спирт (2 смены), ксилол (2 смены) и заключали в канадский бальзам.

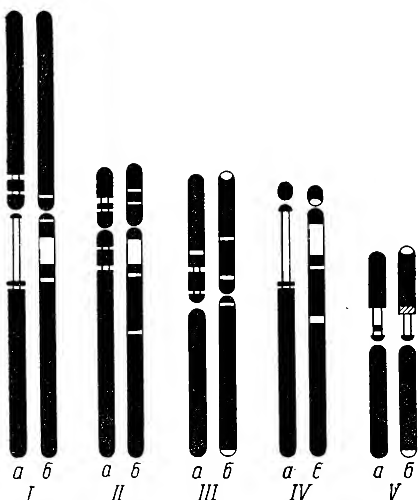


Рис. 1. Гетерохроматиновые сегменты хромосом *Trillium camschatcense*.

а — после обработки холодом, *б* — после обработки по методу Гимза.

Результаты и обсуждение

Известно, что воздействие холодом вызывает функциональные изменения гетерохроматиновых участков хромосом в нефиксированных клетках, в то время как метод Гимза выявляет сегменты в уже фиксированных хромосомах. Интересно было сравнить характер выявления гетерохроматиновых сегментов при обработке материала этими разными методами. Работа проведена на *Trillium camschatcense*. Сопоставление результатов показало, что локализация гетерохроматина на хромосомах в обоих случаях примерно одинаковая, но при холодовой обработке выявляются более широкие сегменты или полосы гетерохроматина, чем при методе Гимза. Причина этих различий, вероятно, заключается в вовлечении прилегающих к гетерохроматину эухроматиновых районов хромосом в процесс функциональной деспирализации. Кроме того, при окраске по методу Гимза выявляется дополнительный теломерный сегмент на III и V хромосомах, а сегмент на II хромосоме после окраски по методу Гимза значительно больше, чем при обработке холодом (рис. 1).

Таким образом, участки гетерохроматина, выявленные разными методами, совпадают не полностью, что было показано и на других объектах (Vosa, Marchi, 1972a, b; Vosa, 1973; Greilhüber, 1975). Несмотря на это, применение одного из данных методов дает достаточно постоянные результаты и они несомненно могут быть использованы в сравнительной кариологии растений.

При исследовании кариотипа *T. rhombifolium* из Приморья (2n=30) мы применили холодовую обработку для идентификации хромосомных пар, трудно различимых по морфологическим признакам при обычных методах окраски. Анализ распределения гетерохроматиновых сегментов хромосом после обработки холодом показал, что все хромосомы этого вида имеют свой особый характер исчерченности, что подтвердило его самостоятельность как вида. Сопоставление кариотипа *T. rhombifolium* с кариотипами других дальневосточных видов по рисунку распределения гетерохроматина в четырех хромосомах позволило установить, что одним из предполагаемых предков *T. rhombifolium* является *T. camschatcense* (Гриф и др., 1977).

Таким образом, применение холодового метода и метода Гимза для выявления гетерохроматина дает возможность более точно идентифицировать хромосомы, сравнивать виды между собой по характеру распределения гетерохроматиновых сегментов, а также устанавливать родство видов и их предполагаемых предков.

Исследование кариотипов родов *Galanthus* и *Leucojum* методом Гимза проведено нами в сравнительно-кариологическом плане с целью установления межродовых, межвидовых и внутривидовых различий по характеру распределения гетерохроматина.

У видов рода *Galanthus* кариотип однороден и состоит у диплоидов из двух пар больших метацентрических хромосом; семи пар средних акро- и субметацентрических хромосом, из которых одна пара со спутником; трех пар маленьких метацентрических хромосом и от 0 до 6 добавочных хромосом (Свешникова, 1975). Методом дифференциальной окраски

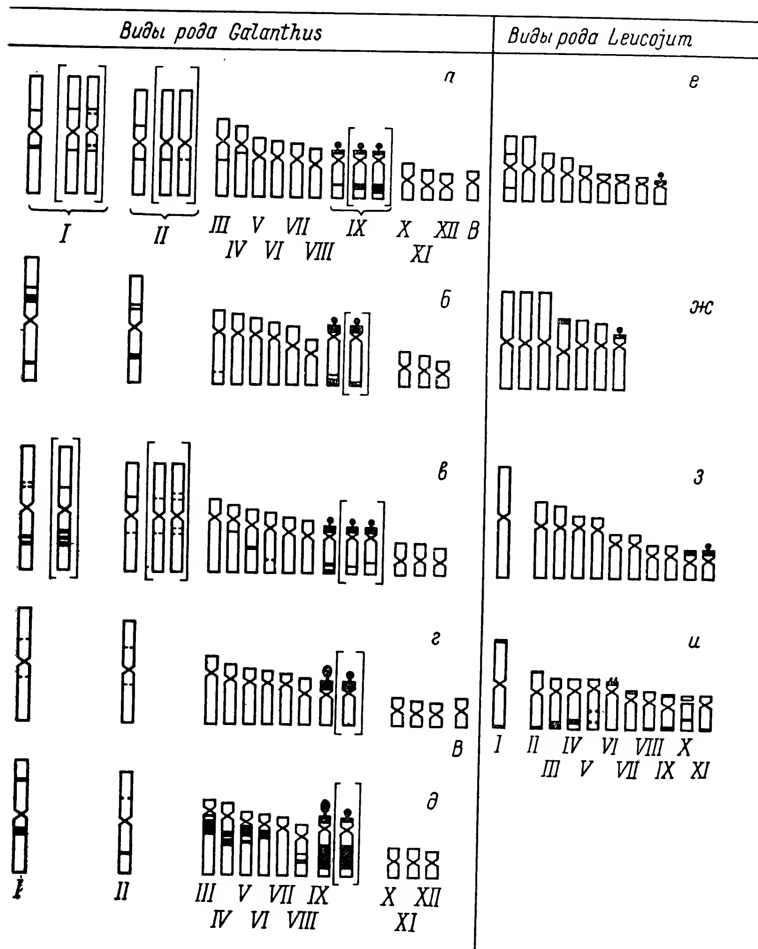


Рис. 2. Распределение гетерохроматиновых сегментов на хромосомах видов из родов *Galanthus* и *Leucojum*.

а — *Galanthus nivalis*, 2n=24 (2x); *б* — *G. plicatus*, 2n=24 (2x); *в* — *G. bortkewitschianus*, 2n=36 (3x); *г* — *G. woronowii* 2n=24 (2x); *д* — *G. lagodechianus*, 2n=72 (6x); *е* — *Leucojum nicaeënse*, 2n=18 (2x); *ж* — *L. autumnale*, 2n=14 (2x); *з* — *L. pulchellum*, 2n=22 (2x); *и* — *L. vernum*, 2n=22 (2x). Для всех видов приведен основной набор хромосом, x=12 — для видов *Galanthus* и x=7, 9, 11 — для видов *Leucojum*; в квадратных скобках даны варианты хромосомного полиморфизма в популяциях (*а*) и внутри одного кариотипа (*б*—*д*).

гетерохроматиновые сегменты всегда обнаруживаются на обоих плечах I и II больших метацентрических хромосом и на спутничных хромосомах, реже — на большом плече одной или нескольких субметацентрических хромосом. Гетерохроматиновые сегменты расположены, как правило, интеркалярно, а у отдельных видов встречаются теломерные сегменты на спутничных хромосомах. Характерно, что ни маленькие метацентрические хромосомы, ни добавочные хромосомы наборов исследованных видов не содержат гетерохроматина (рис. 2, *а*—*д*).

При сравнении рисунка исчерченности хромосом двух диплоидных видов *Galanthus nivalis* и *G. plicatus* обнаруживается сходство в топографии гетерохроматиновых сегментов, однако есть и различия.

Нами исследованы две популяции *G. nivalis* из европейской части СССР и из НРБ (Виденский р-н). В популяции из Болгарии найдена вариабельность в I и II хромосомах, а также гетероморфность спутничных хромосом по величине сегмента на большом плече (рис. 2, *а*; 3, *а*, *б* — см. вклейку).

У *G. plicatus* в отличие от *G. nivalis* имеется не по одной, а по две полосы или четыре точечных сегмента на I и II хромосомах, а также круп-

ные теломерные сегменты на спутничных хромосомах. Кроме того, у одной из спутничных хромосом обнаружен интеркалярный сегмент. Среди субметацентрических неспутничных хромосом у обоих видов имеются небольшие интеркалярные сегменты в одной или двух хромосомах (рис. 2, *а*, *б*).

Интересно было исследовать *G. bortkewitschianus* (2n=36), который по морфологическим признакам включен в Кавказско-Малоазийскую секцию *Viridifolii* Kem.-Nath., а по кариотипу близок европейской группе видов из секции *Galanthus* L. (Свешникова, 1975).

Распределение гетерохроматина на хромосомах *G. bortkewitschianus* оказалось подобным *G. nivalis*. Однако на I и II хромосомах имеются по две-три полосы, а три акроцентрических хромосомы имеют узкие полосы гетерохроматина. Кроме того, в пределах одного кариотипа обнаружен гетероморфизм гомологов в I, II, IX хромосомах (рис. 2, *в*; 3, *б*).

Таким образом, *G. bortkewitschianus* по характеру распределения гетерохроматина, так же как и по морфологии хромосом, близок европейским видам рода, хотя и отличается по числу сегментов на хромосомах.

При сравнении рисунка исчерченности хромосом трех видов, близких по кариотипу, заметно, что при общем сходстве имеются различия между видами по числу, размерам и топографии гетерохроматиновых сегментов на плечах I, II и спутничных хромосом: у *G. nivalis* число полос и их размеры наименьшие, у *G. bortkewitschianus* — наибольшие, *G. plicatus* занимает промежуточное положение. Внутривидовые отличия в этой же группе видов проявляются в гетероморфизме гомологов у I, II и спутничных хромосом по числу и размерам гетерохроматиновых сегментов.

Интересно было выяснить, насколько отличаются по распределению гетерохроматина представители секции *Viridifolii*, распространенные в Малой Азии и на Кавказе. Анализ кариотипов трех видов этой секции *G. platyphyllus*, *G. woronowii* и *G. lagodechianus* показал существенные отличия от видов европейской секции по количеству гетерохроматина на большом плече спутничных хромосом, в спутнике, а также по числу и размерам полос на акро- и субметацентрических хромосомах (рис. 2, *г*, *д*).

Так, у кавказских видов *G. platyphyllus* и *G. woronowii*, ограниченных в своем распространении, первый — высокогорьями Центрального Кавказа, второй — пределами нижнего горного пояса, обнаружено большое количество гетерохроматина в малом плече спутничной хромосомы и в спутнике. Большие мета- и акроцентрические хромосомы содержат лишь узкие полосы или точки гетерохроматина (рис. 2, *г*; 3, *в*).

У *G. lagodechianus* (2n=72), который широко распространен во всех горных поясах Кавказа, оказалось очень большое количество гетерохроматина, особенно на большом плече спутничной хромосомы и в спутнике, а также на больших плечах почти у всех акроцентрических хромосом (благодаря этому возможно идентифицировать все 36 пар хромосом данного вида — рис. 2, *д*; 3, *г*). Следует отметить гетероморфизм в III и IX хромосомах *G. lagodechianus* (рис. 2, *д*). Две из шести спутничных хромосом имеют маленькие гетерохроматиновые спутники, а четыре — большие. Очень крупные сегменты гетерохроматина, размером в половину плеча, обнаружены на больших плечах всех спутничных хромосом.

Таким образом, виды секции *Viridifolii*, более подвинутые в эволюционном отношении, имеют большее количество гетерохроматина, чем виды секции *Galanthus*.

В роде *Leucojum* методом дифференциальной окраски нами изучено 4 вида. Кариотипы рода *Leucojum* по морфологии хромосом разделены на две группы, отличающиеся по числу мета- и субметацентрических хромосом в наборе (Neves, 1939). В отличие от рода *Galanthus* характер расположения гетерохроматиновых сегментов на хромосомах видов *Leucojum* иной (рис. 2, *е*—*и*). На метацентрических хромосомах имеются тонкие полосы гетерохроматина только у самого примитивного вида *L. nicaeënse*. В спутничной хромосоме этого вида имеются маленькие сегменты

гетерохроматина, расположенные теломерно и занимающие половину малого плеча. У *L. pulchellum* гетерохроматиновые сегменты найдены нами только в апикальной части малого плеча у четырех маленьких субметацентрических хромосом, из которых две несут гетерохроматиновые спутники (рис. 3, *д*). У *L. autumnale* небольшие теломерные сегменты обнаружены на IV и VII хромосомах (рис. 2, *ж*).

L. vernum (наиболее подвинутый вид рода из изученных нами) имеет теломерные гетерохроматиновые сегменты почти на всех хромосомах и гетерохроматиновые спутники. Исключением являются хромосомы IV, V, X с интеркалярными сегментами в удаленной от центромеры части большого плеча (рис. 2, *и*).

Таким образом, хромосомы видов рода *Leucojum* характеризуются наличием в основном теломерного гетерохроматина. Лишь примитивный вид *L. nicaeënse* из подрода *Acis* имеет рисунок исчерченности, близкий к *G. nivalis*, но с меньшим содержанием гетерохроматина.

Из рис. 2, на котором представлены основные наборы хромосом исследованных видов из родов *Galanthus* и *Leucojum* с распределением гетерохроматина на хромосомах, видно, что указанные роды различаются по числу и расположению гетерохроматиновых сегментов.

Число полос и их размер в том и другом родах увеличиваются с подвинутостью видов: в роде *Galanthus* — от *G. nivalis* к *G. lagodechianus*, у *Leucojum* — от *L.nicaeënse* к *L. vernum*. Эти данные согласуются с положением, высказанным Ehrendorfer с соавторами (1977), о накоплении гетерохроматина в эволюции.

Сходство рисунка исчерченности у примитивных видов из обоих родов (*G. nivalis* и *L. nicaeënse*) подтверждает высказанное нами ранее предположение о происхождении кариотипа *Galanthus* от примитивных видов *Leucojum* из Средиземноморья (Свешникова, 1975).

Следует подчеркнуть, что у всех исследованных видов обоих родов найден гетерохроматин в спутничных хромосомах и в спутниках. Особенно много его содержится в спутничных хромосомах *G. lagodechianus*. Вероятно, накопление гетерохроматина у этого вида имеет адаптивное значение в связи с широкой амплитудой экологических условий, в которых произрастает вид.

В заключение можно сделать следующие выводы:

1. Показана возможность использования метода холодовой обработки и метода дифференциальной окраски по Гимза для целей сравнительной кариологии.

2. Сравнение двух разных методов выявления гетерохроматина обнаружило, что картины исчерченности хромосом при использовании разных методов не полностью идентичны, что говорит о разнокачественности самого гетерохроматина по структуре и функции.

3. Использование каждого из указанных методов дает достаточно постоянные результаты и позволяет выявить видовую специфичность исчерченности хромосом, которая является ценным критерием для установления систематического положения и взаимоотношения видов.

ЛИТЕРАТУРА

А б р а м о в а Л. И. (1977). О дифференциальном окрашивании хромосом на примере *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce. Тр. прикл. бот., ген. и сел., 60, 2: 124. — А б р а м о в а Л. И. (1978). Кариотипическая неоднородность популяций *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce. Бюл. ВИР, 83 : 59. — Г р и ф В. Г. (1963). О гетерохроматине у растений. Цитология, 5, 6 : 615. — Г р и ф В. Г., К е т р и ц Л. М., Ч е р е п а н о в С. К. (1977). Кариосистематическое изучение *Trillium rhombifolium* Kom. (*Liliaceae*) из Южного Приморья. Бот. ж., 62, 11 : 1639. — Р а д ж а б л и С. И., Г р а ф о д а т с к и й А. С. (1977). Эволюция кариотипа млекопитающих (структурные перестройки хромосом и гетерохроматин). В кн.: Цитогенетика гибридов, мутаций и эволюция кариотипа. Новосибирск, Наука : 231. — С в е ш н и к о в а Л. И. (1975). О происхождении кариотипа рода *Galanthus* L. Бот.

ж., 60, 12 : 1760. — Т и х о н о в и ч И. А. (1974). Дифференциальная окраска метафазных хромосом ржи. Вестн. Лен. гос. унив., 21 : 131. — Т и х о н о в и ч И. А. (1975а). Изучение изменчивости хромосом методом дифференциальной окраски у популяций и инбредных линий ржи и редиса. Канд. дис. Л. — Т и х о н о в и ч И. А. (1975б). Полиморфизм хромосом инбредных линий и сортов популяций ржи (*Secale cereale* L.). ДАН СССР, 224, 4 : 944. — Ч у г у н к о в а Т. В., Ш е в ц о в И. А. (1977). Использование линейной дифференцированности для идентификации хромосом растений. Цитол. генет., 11, 4 : 366. — Ч у г у н к о в а Т. В., Ш е в ц о в И. А., Т а р а с е н к о П. В. (1978). Дифференциальная окраска хромосом ячменя (*Hordeum vulgare*). Цитол. генет., 12, 6 : 512. — Щ а п о в а А. И. (1974). Дифференциальная окраска хромосом растений. I. *Secale cereale.* Цитология, 16, 3 : 370. — Щ а п о в а А. И. (1977). Дифференциальная окраска хромосом по Гимза и перспективы использования этого метода в цитогенетике растений. В кн.: Цитогенетика гибридов, мутаций и эволюция кариотипа. Новосибирск, Наука : 213. — Щ а п о в а А. И., Д ь я ч у к П. А., Ч е р е д а е в а В. С. (1975). Линейная дифференцировка хромосом различных видов чины. Изв. СО АН СССР, 15, сер. биол., 3 : 142. — Щ а п о в а А. И., К о б ы л я н с к и й В. Д. (1976). Дифференциальная окраска хромосом растений. II. Межвидовые гибриды ржи. Цитология, 18, 2 : 156. — A m e s I. H., M i t r a J. (1968). Distribution of heterochromatin in the chromosomes of *Haplopappus gracilis.* Canad. J. Genet. a. Cytol., 10, 2 : 433. — B a i l e y P. C. (1952). Differential reactivity in six species of *Trillium.* Bul. Tor. Bot.Club, 79, 6 : 451. — B a i l e y P. C. (1954). Differential reactivity in chromosomes as am indicator of species in *Trillium.* Bot. Gaz., 115, 3 : 241. — B a i l e y P. C. (1958). Differential chromosome segments in eight species in *Trillium.* Bul. Tor. Bot. Club, 85, 3 : 201. — B a u m a n n T. W. (1971). Heterochromatin und DNS-Replikation bei *Scilla sibirica.* Exp. Cell Res., 64 : 323. — D a r l i n g t o n C. D., L a C o u r L. (1938). Differential reactivity of chromosomes. Ann. Bot., n. s. 2 : 615. — D a r l i n g t o n C. D., L a C o u r L. (1940). Nucleic acid starvation of chromosomes in *Trillium.* J. Genet., 40 : 185. — D y e r A. F. (1963). Allocyclic segments of chromosomes and the structural heterozygosity that they reveal. Chromosoma, 13, 5 : 545. — D y e r A. F. (1964a). Heterochromatin in american and japanese species of *Trillium.* I. Fusion of chromosomes and the distribution of H-segments. Cytologia, 29, 2 : 155. — D y e r A. F. (1964b). Heterochromatin in american and japanese species of *Trillium.* II. The behaviour of H-segments. Cytologia, 29, 2 : 171. — E h r e n d o r f e r F., S c h w e i z e r D., G r e g e r H., H u m p h r i e s C. (1977). Chromosome banding and synthetic systematics in *Anacyclus* (*Asteraceae-Anthemideae*). Taxon, 26, 4 : 387. — F u k u d a J. (1973). Comparative study of chromosome variation in the japanese and american *Trillium* species. Sci. rep. of Tokyo Woman's Christian Coll. : 29. — G r e i l h ü b e r J. (1975). Heterogeneity of heterochromatin in plants: comparison of Hy- and C-bands in *Vicia faba.* Plant Syst. Evol., 124, 2 : 139. — G r e i l h ü b e r J. (1977). Nuclear DNA and heterochromatin contents in the *Scilla hohenackeri* group, *S. persica* and *Puschkinia scilloides* (*Liliaceae*). Plant Syst. Evol., 128, 3—4 : 243. — G r e i l h ü b e r J., S p e t a F. (1976). C-banding karyotypes in the *Scilla hohenackeri* group, *S. persica*, *Puschkinia* (*Liliaceae*). Plant Syst. Evol., 126, 2 : 149. — G r e i l h ü b e r J., S p e t a F. (1977). Giemsa karyotypes and their evolutionary significance in *Scilla bifolia*, *S. drunenses* and *S. vindobonensis* (*Liliaceae*). Plant Syst. Evol., 127, 2 : 171. — G r e i l h ü b e r J., S p e t a F. (1978). Quantitative analyses of C-banded karyotypes, and systematics in the cultivated species of the *S. sibirica* group (*Liliaceae*). (Evolution *Scilla* and related genera. IV). Plant Syst. Evol., 129, 1—2 : 63. — H a g a T. (1956). Genome and polyploidy in the genus *Trillium.* IV. Hybridisation and speciation by chromosome doubling in nature. Heredity, 10, 1 : 85. — H a g a T. (1969). Structure and dynamics of natural populations of a diploid *Trillium.* Chromosomes Today, 2. New York. — H a g a T. (1974). Trilliums in Hokkaido. Cytogenetics of evolution and population of japanese trilliums. A review. Kromosomo, 96—97 : 2974.— H a g a T., W a t a n a b e H., K a n a z a w a H. (1974). Hybridization in natural populations of japanese *Trillium.* Japan. J. Genetics, 49 : 399. — H a g a T., W a t a n a b e H., U c h i n o A. (1974). Chromosomal polymorphism in the SU genome complex of polyploid Trilliums. Japan. J. Genetics, 49 : 413. — H s u T. C. (1973). Longitudinal differentiation of chromosomes. Ann. Rev. Genet., 7 : 153. — K o z u k a Y., K u r a b a y a s h i M. (1960). Evolution and variation in *Trillium.* VII. Migrations between northern and eastern population groups of *T. kamtschaticum.* Evolution, 14, 2 : 232. — K u r a b a y a s h i M. (1948). Effect of temperature upon the differential reaction of chromosomes. Teion—Kagaku (Low Temperature Sci.), 4 : 97. — K u r a b a y a s h i M. (1957). Evolution and variation in *Trillium.* IV. Chromosomal variation in natural populations of *Trillium kamtschaticum* Pall. Jap. J. Bot., 16 : 1. — K u r a b a y a s h i M. (1958). Evolution and variation in japanese species of *Trillium.* Evolution, 12 : 86. — K u r a b a y a s h i M., S a h o T. (1957a). Evolution and variation in *Trillium.* XI. Mechanism of chromosomal isolation in japanese *Trillium.* Cytologia, 22, 3—4 : 273. — K u r a b a y a s h i M., S a h o T. (1957b). Evolution and variation in *Trillium.* IX. Chromosome complement in two interspecific hybrids newly found. Cytologia, 22, 3—4 : 263. — L a C o u r L. F. (1978). The constitutive heterochromatin in chromosomes of *Fritillaria* sp., as revealed by Giemsa banding. Phil. Trans. Roy. Soc. London, B 285, 1004 : 61. — M a r k s G. E., S c h w e i z e r D. (1974). Giemsa banding: karyotype differences in some species of *Anemone* and *Hepatica nobilis.* Chromosoma (Berl.), 44, 4 :

405. — N e v e s J. de B. (1939). Contribution a l'étude caryologique du genre *Leucojum*. Bol. Soc. Broter., ser. 2a, 13. — P e l c S. R., L a C o u r L. F. (1960). Some aspects of replication in chromosomes. In: The Cell Nucleus : 232. — S c h w e i z e r D. (1973). Differential staining of plant chromosomes with Giemsa. Chromosoma, 40, 3 : 307. — S c h w e i z e r D., E h r e n d o r f e r F. (1976). Giemsa banded karyotypes, systematics and evolution in *Anacyclus* (*Asteraceae—Anthemideae*). Plant Syst. Evol., 126 : 107. — S h a w G. W. (1959). The nature of differential reactivity in heterochromatin of *Trillium* and *Paris* species. Cytologia, 24 : 50. — T a n a k a R., T a n i g u c h i K. (1975). A banding method for plant chromosomes. Jap. J. Gen., 50, 2 : 163. — V o s a C. G. (1966). Chromosome variation in *Tulbaghia*. Heredity, 21, 2 : 305. — V o s a C. G. (1973). Heterochromatin recognition and analysis of chromosome variation in *Scilla sibirica*. Chromosoma, 43, 3 : 269. — V o s a C. G. (1976a). Heterochromatic patterns in *Allium*. I. The relationship between the species of the cepa group and its allies. Heredity, 36, 3 : 383. — V o s a C. G. (1976b). Heterochromatic banding patterns in *Allium*. II. Heterochromatin variation in species of the paniculatum group. Chromosoma, 57, 2 : 119. — V o s a C. G. (1979). Heterochromatic banding patterns in the chromosomes of *Brimeura* (*Liliaceae*). Plant Syst. Evol., 132 : 141. — V o s a C. G., M a r c h i P. (1972a). Quinacrine fluorescence and Giemsa staining in plants. Nature (New Biol.), 237, 75 : 191. — V o s a C. G., M a r c h i P. (1972b). On the quinacrine fluorescence and Giemsa staining patterns of the chromosomes of *Vicia faba*. Gior. bot. ital., 106, 3 : 151. — W a t a n a b e H., K a y a n o H. (1971). Karyotype analysis of natural populations of *Trillium tschonoskii*. Jap. J. Genet., 46, 4 : 231. — W i l s o n G. B., B o o t h r o y d E. R. (1941). Studies in differential reactivity. I. The rate and degree of differentiation in the somatic chromosomes of *Trillium erectum* L. Canad. J. Res., ser. C, 19, 10 : 400. — W i l s o n G. B., B o o t h r o y d E. R. (1944). Temperature-induced differential contraction in the somatic chromosomes of *Trillium erectum* L. Canad. J. Res., ser. C, 22, 3 : 105.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 II 1980.

SUMMARY

The chromosomes of the species of the genera *Trillium*, *Galanthus*, *Leucojum* have been studied by the method of cold pre-treatment of roots, preceding the fixation, and by the method of Giems. Possible ways of application of these methods have been established to serve the aims, of comparative karyology. Specific banding of the chromosomes is a valuable criterium for determining the taxonomic position of the species.

УДК 581.132 : 581.11 : 58.01/.02

В. Г. Карманов, Г. А. Одуманова-Дунаева, Е. В. Соловьев

СОПРЯЖЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ФОТОСИНТЕЗА, ВОДНОГО И ТЕПЛОВОГО РЕЖИМОВ РАСТЕНИЙ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ФАКТОРОВ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

V. G. KARMANOV, G. A. ODUMANOVA-DUNAEVA, E. V. SOLOVJEV. CORRELATION OF PHOTOSYNTHESIS, WATER-AND HEAT REGIMES OF PLANTS DEPENDING ON THE ENVIRONMENTAL FACTORS

Проведено исследование коррелятивных связей фотосинтеза, водного и теплового режимов растений в условиях фитокамеры оригинальной конструкции, подключенной к инфракрасному газоанализатору углекислоты ОА—5501 и снабженной высокочувствительными датчиками для контроля за температурой листьев и воздуха, влажностью воздуха и скоростью движения жидкости по стеблю. Обнаружено, что при изменении светового режима, при увеличении влажности воздуха (в диапазоне температуры от 20 до 30° С), при постепенном уменьшении оводненности растений величина видимого фотосинтеза изменяется пропорционально скорости движения жидкости по стеблю (коэффициент корреляции r=0.89—0.94). При резком изменении водного режима растений (полив завядающего растения), при изменении влажности воздуха и одновременном понижении температуры ниже 20 или повышении выше 30° С указанная корреляция исчезает (r=0). В условиях постоянства конвективного теплообмена наблюдается высокая степень отрицательной корреляции между величинами видимого фотосинтеза и температурного градиента лист—воздух в их зависимости от поглощения листьями радиации и от влажности воздуха (r=—0.98—0.99). При значительном водном дефиците почвы и растения эта корреляция отсутствует (r=0). Полученные данные позволяют установить пределы возможной корреляции исследованных физиологических процессов.

Для получения целостных представлений о жизнедеятельности растений и их экологических взаимосвязей очевидна необходимость одновременной регистрации возможно большего числа физиологических процессов (фотосинтеза, дыхания, транспирации, поглощения и передвижения воды и минеральных веществ, терморегуляции), тесно связанных с температурой и влажностью воздуха и корнеобитаемой среды, спектральным составом и интенсивностью лучистого потока.

Имеющиеся в литературе данные о реакции растений на изменения факторов внешней среды вскрывают важные закономерности, но еще недостаточны для проведения широких обобщений. Одну из причин этого мы видим в известном отставании техники эксперимента и несовершенстве методик, обеспечивающих получение синхронной информации о различных физиологических функциях целого растения в регулируемых условиях фитокамеры.

Большинство известных в настоящее время фитокамер предназначено для экспозиции отделенных или интактных листьев. Небольшой объем (0.1—0.2 л) таких камер позволяет в краткосрочных опытах исследовать динамику ответных реакций растений на быстрые изменения факторов внешней среды. Однако длительные эксперименты возможны лишь в фитокамерах для целых растений при тщательном термостатировании, точном регулировании светового режима, концентрации двуокиси углерода и водяных паров. Исследования, проведенные с помощью таких фитокамер,

пока еще единичны (Beardsell et al., 1973а, в; Čatsky, Tichá, 1974; Каролин, Молдау, 1976).

На основе микротерморезисторной техники нами разработаны микрогигрометры, термометры для поверхности листа и воздуха, датчики движения жидкости по стеблю, датчики диаметра стебля, транспирации, концентрации углекислоты и минеральных солей в питательном растворе (Карманов, 1956, 1969; Соловьев и др., 1969; Соловьев, Карманов, 1976). Такие датчики в сочетании с автоматическим измерением интенсивности фотосинтеза и дыхания позволяют получить достаточно полную информацию о поведении растения, выявить коррелятивные связи между отдельными физиологическими процессами и на их основе контролировать и направлять ростовые и репродукционные процессы в соответствии с задачами растениеводства и селекции.

Целью настоящей работы являлось изучение сопряженных изменений углекислотного газообмена, водного и теплового режимов надземной части целого растения в контролируемых условиях фитокамеры при изменении факторов внешней среды.

Материал и методы

Объекты исследования. Изучение проводили на растениях периллы масличной *Perilla ocymoydes* L., фасоли мексиканской *Phaseolus mexicanus* Mart., томатов *Lycopersicum esculentum* Mill. сорта Пушкинский, выращенных в специальной светоустановке в течение 15—30 дней в условиях 16-часового дня, в горшечной культуре на смеси почвы с песком (3 : 1), предварительно стерилизованной кипячением. Источником освещения в период выращивания были лампы ДРЛФ-400, интенсивность освещения 115—120 Вт/м^2. Перед помещением в камеру растения декапитировали, на них оставляли по 2 листа и пазушные побеги. Обычно перилла масличная поступала в камеру в вегетативном состоянии, так как 16-часовой день превышает критическую длину дня для развития этого короткодневного растения. Фасоль мексиканская в камере зацветала, а затем переходила к плодоношению (наливу стручков), однако заметный вклад стручков в фотосинтетический газообмен растения не был обнаружен: на свету стручки длиной 8—10 см лишь выделяли CO_2. Растения томатов были в камере в вегетативном состоянии.

Опыты в двух параллельных фитокамерах продолжались от 10 до 20 дней. За это время проводили по 5—7 измерений всего комплекса изучаемых процессов в ответ на каждое внешнее воздействие: изменение интенсивности и спектрального состава света, температуры, влажности воздуха и почвы.

Фитокамера.[1] Внешний вид разработанной нами камеры для надземной части целого растения показан на рис. 1. Камера выполнена из оргстекла (толщина 8 мм) и имеет объем 4.8 л (16×16×19 см). Передняя стенка *1* — откидная, крепится на шарнирах. Плотное прилегание передней стенки камеры осуществляется посредством использования прослойки из вакуумной резины *2*, утопленной в дно стенки на 4 мм, и эксцентрикового зажима *3*. Для регулирования теплового режима по периметру камеры установлен радиатор *4*, внутри которого циркулирует вода заданной температуры. Для поглощения длинноволновой части спектра излучения (> 1200 нм) источника света *5* на верхней части камеры размещена кювета *6* с проточной водой. Высота слоя воды в кювете составляет 40 мм. Камера имеет 4 штуцера для газовых потоков, из которых два *7* видны на рис. 1.

---

[1] В разработке и изготовлении камеры принимал участие сотрудник лаборатории биокибернетики Е. И. Сыпулин.

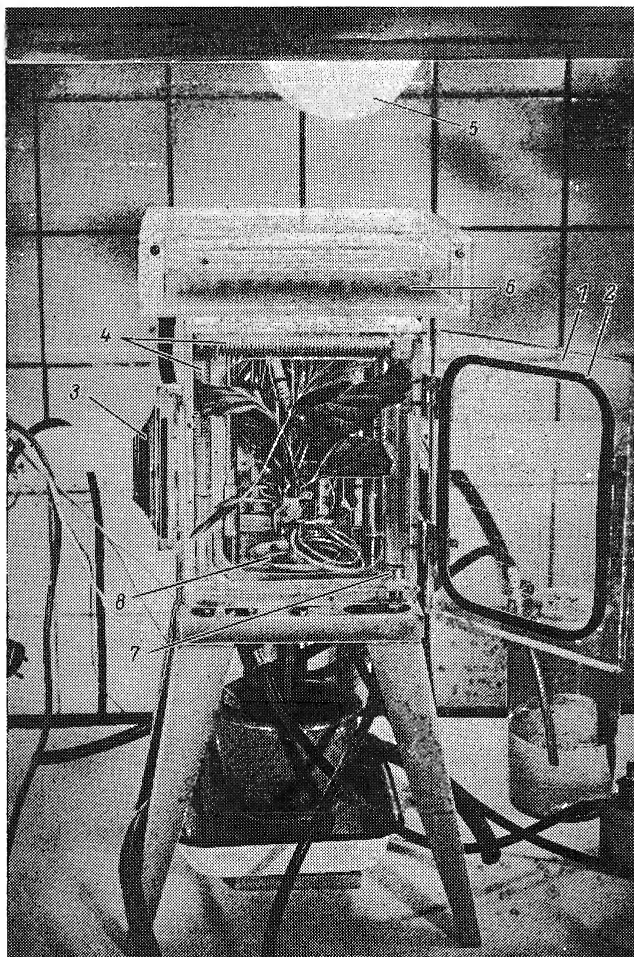


Рис. 1. Фитокамера для надземной части растений.

1 — откидная передняя стенка, *2* — прослойка из вакуумной резины, *3* — эксцентриковый зажим, *4* — радиатор, *5* — источник света, *6* — кювета с проточной водой, *7* — штуцеры для вентиляции камеры, *8* — отверстие для стебля.

Стебель растения вводится внутрь камеры через круговое отверстие *8* в дне камеры. Герметизация стебля осуществляется с помощью двух полукруглых сегментов, сточенных на конус и сжимаемых кольцом с резьбовой нарезкой, специальной замазки типа пластилина и сальника, пропитанного смесью воска с вазелином. Помимо радиатора, подогрев воздуха в камере может осуществляться пропусканием тока по проволочной спирали из нихрома. На задней стенке камеры установлен микровентилятор на основе электрического моторчика М-34 (1435 об/мин), крыльчатка которого создает в центре фитокамеры ветровой поток со скоростью 3 м/с, обеспечивающей быстрое перемешивание воздуха во всем объеме. Через 24-штырьковый разъем, смонтированный на задней стенке, осуществляется электрическая стыковка датчиков температуры воздуха и поверхности листа, влажности воздуха, движения жидкости.

Измерительная аппаратура и условия эксперимента. Измерение обмена CO_2 надземной части растения осуществляется с помощью автоматического газоанализатора ОА-5501 со шкалой измерения 0—0.05% CO_2 (объемных) и регистрацией на ленте самопишущего прибора ПСР1-01, а также газового реле, периодически переключающего газовые каналы на входе и выходе камеры через опреде-

ленный интервал времени (5 мин), который задается командным прибором КЭП-12У.

В большинстве опытов растения в камере освещали по 8 ч светом лампы ДРЛФ-400. В ряде случаев использовали зеркальные лампы накаливания ЗН-7. При применении нейтральных светофильтров облученность на уровне листьев варьировала от 19—20 до 120 Вт/м^2.

В качестве побудителей расхода воздуха в газовом тракте камеры используются ПР-7, МПР-68 и микрокомпрессоры МК-2Л. Контроль расхода проводится по ротаметрам РС-3А и калиброванным капиллярным манометрам. В эксперименте наружный воздух нагнетали в фитокамеру с объемной скоростью V 30 л/ч. Время выравнивания τ газовой среды (на уровне 0.63 от установившегося значения) при заданном объеме фитокамеры составляет: при расходе воздуха $V=6$ л/ч $\tau=31$ мин; при $V=11$ л/ч — $\tau=16.5$ мин, при $V=30$ л/ч — $\tau=10$ мин. В зависимости от задач опыта в фитокамере создавали влажность воздуха от 5 до 65 мбр, температуру воздуха —от 14 до $34\pm0.5°$ С.

Полив растений осуществляли 1 раз в день до уровня полной влагоемкости (ПВ). Почвенную засуху создавали прекращением полива в течение 4—5 дней. Перед возобновлением полива влажность почвы составляла 17—20% ПВ.

Представленные на рисунках кривые построены по данным непрерывных измерений. Абсолютная погрешность определения градиента температуры не превышает $\pm0.3°$ С, максимальная относительная ошибка измерений скорости водного потока по растению и влажности воздуха менее $\pm$ 6.5%. Максимальная аппаратурная погрешность (с надежностью 0.95) в ходе кривых интенсивности фотосинтеза, полученных по данным измерений концентрации CO_2 (погрешность ±2.5%) и расхода воздуха (±5%), менее ±5%.

Результаты

Влияние условий освещения. В серии опытов с варьированием интенсивности лучистого потока была получена типичная для периллы масличной (Одуманова, 1959) световая кривая фотосинтеза с плато насыщения при облученности свыше 70 Вт/м^2. Опыты проводили как с нормальными тургесцентными растениями (рис. 2, *А*), так и с растениями, испытывающими почвенную засуху, листья которых уже начинали терять тургор (рис. 2, *Б*).

У тургесцентных растений с повышением интенсивности света скорость водного тока по стеблю и фотосинтез увеличивались. Отрицательный температурный градиент (разность температуры листа и воздуха) также увеличивался по абсолютной величине на фоне почти неизменной температуры воздуха, что было вызвано охлаждением листовой пластинки с увеличением облученности.

У растений, испытывающих водный дефицит, указанные закономерности нарушаются. Плато световой кривой фотосинтеза снижается. С увеличением облученности и здесь отмечается параллелизм нарастания интенсивности фотосинтеза и скорости движения жидкости по стеблю, но усиление тока воды по растению, видимо, не сопровождается соответствующим ростом транспирации, поэтому регуляция температуры подвядших листьев оказывается весьма ослабленной. Температурный градиент лист—воздух становится равным нулю независимо от облученности. Листья принимают температуру воздуха, несколько нагреваясь с увеличением интенсивности света и охлаждаясь при ее снижении.

В следующей серии опытов (рис. 3) показана зависимость физиологических процессов от спектрального состава лучистого потока, полученного от разных источников света (ламп ДРЛФ-400 и ламп накаливания ЗН-7). Существенные различия в спектре излучения этих ламп касаются ближней инфракрасной радиации с длиной волны до 1200 нм. В лучистом потоке ламп ДРЛФ-400 эта радиация незначительна, а в излучении ламп

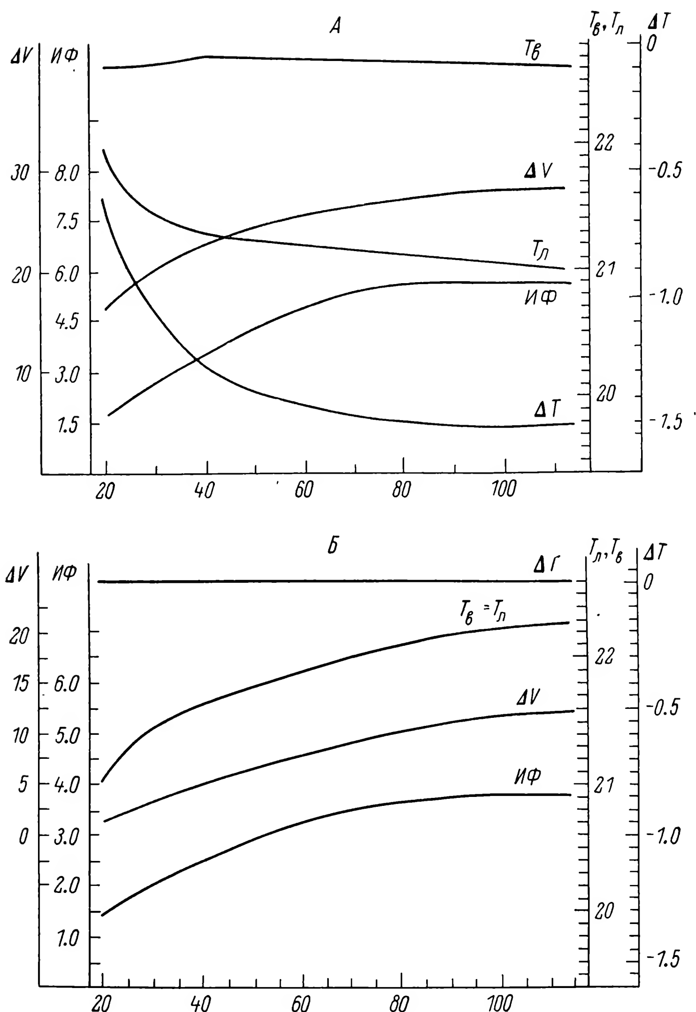


Рис. 2. Изменение видимого фотосинтеза, скорости движения жидкости по стеблю и температурного градиента лист—воздух в зависимости от облученности растений *Perilla ocymoydes* при нормальном водоснабжении (*А*) и у завядающего растения (*Б*).

На оси абсцисс: облученность (Вт/м^2); *на осях ординат*: $T_л$ — температура листа (°С), $T_в$ — температура воздуха (°С), ΔV — изменение скорости движения жидкости по стеблю по отношению к уровню в темноте (отн. ед.), *ИФ* — интенсивность видимого фотосинтеза (мг CO_2/дм^2·ч), ΔT — температурный градиент лист—воздух (°С).

ЗН-7 с водяным экраном она составляет более 60% от общего излучения. При выравненной общей облученности (80—85 Вт/м^2) и температуре воздуха (около 28° С), при скорости вентиляции камеры 30 л/ч температурный градиент в обоих вариантах освещения остается одинаковым (—0.2° С), а скорость движения жидкости на свету по стеблю ламп накаливания почти на 40% меньше, чем на свету ламп ДРЛФ. Фотосинтетическое поглощение углекислоты коррелирует со скоростью тока воды по стеблю: на свету лампы ДРЛФ-400 оно достигает 4.21 мг, при освещении лампой ЗН-7 — 2.84 мг CO_2/дм^2·ч.

Влияние температуры и влажности воздуха. При проведении опытов в фитокамере с изменением температуры и влажности воздуха были использованы два разных методических приема. В первом случае с помощью нагревательной рамки и отключения тока воды в радиаторе и светофильтре осуществлялся разогрев фитокамеры от 16—17 до 32—34° С. Во втором случае посредством усиления циркуляции холодной воды (+3° С) в радиаторе производилось охлаждение

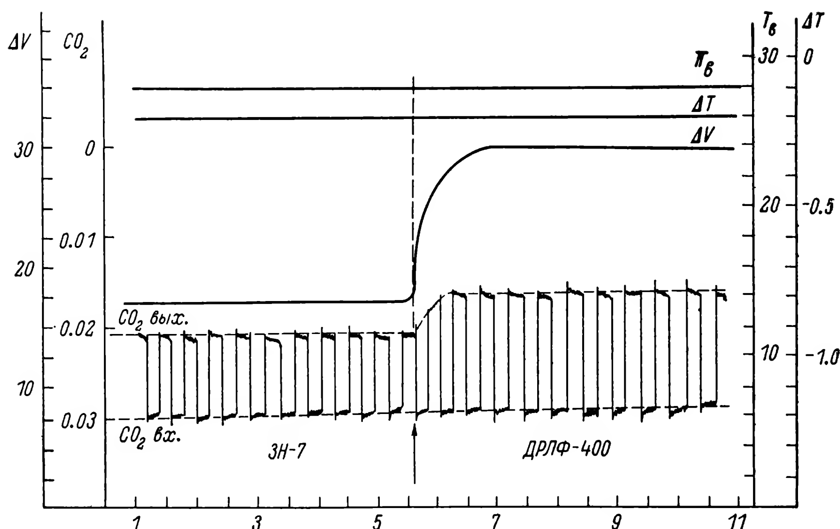


Рис. 3. Регистрация концентрации CO_2 на входе и выходе фитокамеры, скорости движения жидкости по стеблю и температурного градиента лист—воздух при использовании разных источников света.

На оси абсцисс: время опыта (часы); *на одной из осей ординат*: концентрация CO_2 воздуха (%), остальные обозначения те же, что на рис. 2. *Стрелкой* обозначен момент переключения источников света: лампы ЗН-7 на лампу ДРЛФ-400. Облученность в обоих случаях составляла 85 Вт/м². Коммутация газовых каналов фитокамеры осуществлялась с помощью газового реле.

камеры от 32—34 до 15—16° С. Характерной особенностью создающихся при этом режимов является разный ход относительной влажности: в то время как при повышении температуры содержание водяных паров в воздухе достигает насыщения ($\varphi=100\%$) уже при температуре выше 19° С (рис. 4, *А*), снижение температуры в тех же условиях вентиляции растения приводит к появлению дефицита влаги в воздухе камеры лишь при температуре ниже 25° С (рис. 4, *Б*). Это позволяет создать в фитокамере различные сочетания температуры и влажности и более наглядно вычленить влияние на физиологические процессы каждого из факторов внешней среды.

В опытах с периллой масличной при увеличении температуры свыше 17° С в условиях насыщения воздуха водяными парами наблюдается монотонное и достаточно согласованное падение интенсивности видимого фотосинтеза и скорости движения жидкости по стеблю (рис. 4, *А*). Снижение температуры воздуха от 32 до 18° С активизирует фотосинтез и значительно ускоряет транспорт воды по стеблю. Однако поток воды по стеблю, достигнув некоторого максимума при 21—23° С, вновь ослабевает в связи с дальнейшим понижением температуры. Температурный градиент лист—воздух в обоих случаях тесно коррелирует с ходом влажности воздуха — с уменьшением дефицита влажности температурный градиент от отрицательных значений доходит до нуля.

Сходные результаты были получены в опытах с растениями фасоли мексиканской (рис. 4, *Б*) и томатов. Во всех опытах в исследованном диапазоне температур скорость видимого фотосинтеза оказывалась тем выше, чем ниже была температура листовой пластинки: с уменьшением абсолютных величин температурного градиента фотосинтез понижался при отрицательных значениях перепада температуры лист—воздух и (в опытах с томатами) повышался при положительных значениях.

В л и я н и е п о ч в е н н о й з а с у х и. На рис. 5, *А* показано влияние нарастающей почвенной засухи (вплоть до 17—18% полной влагоемкости) на исследуемые физиологические показатели. При прогрессирующем водном дефиците почвы и растения наряду с депрессией фотосинтеза,

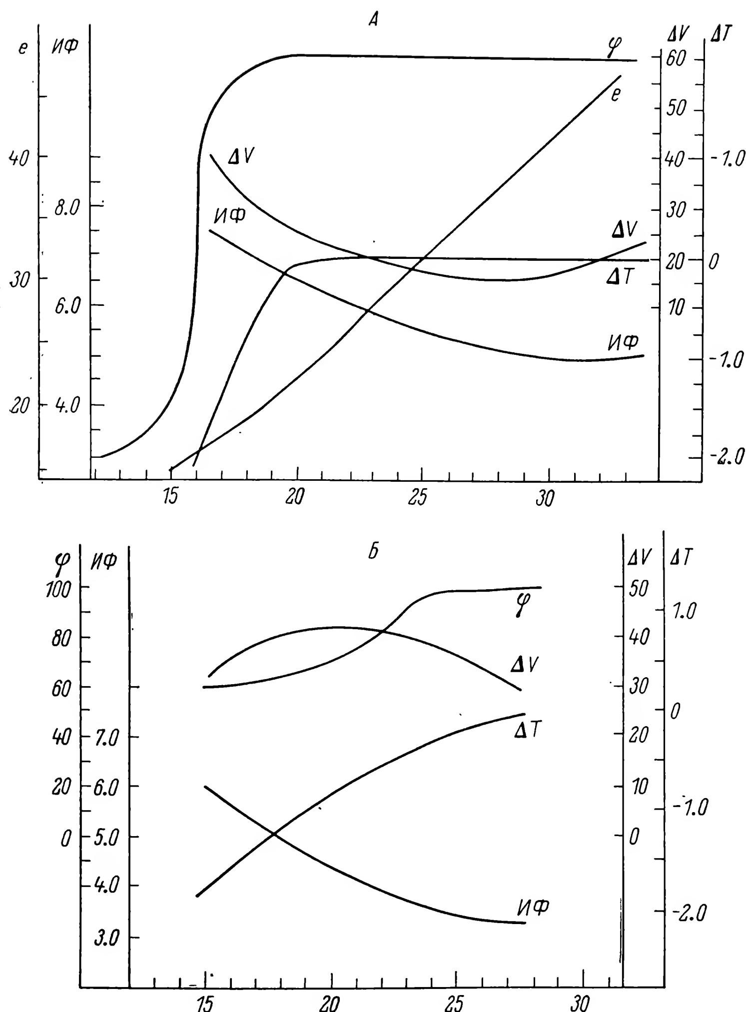
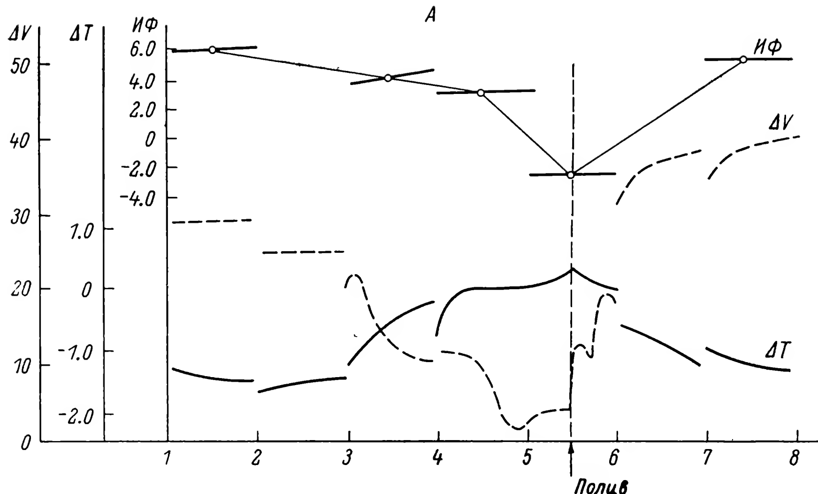


Рис. 4. Изменение видимого фотосинтеза, скорости движения жидкости по стеблю, температурного градиента лист—воздух в зависимости от температуры и влажности воздуха.

А — разогрев предварительно охлажденной камеры с *Perilla ocymoides*, *Б* — охлаждение предварительно прогретой камеры с *Phaseolus mexicanus*.
На оси абсцисс: температура воздуха (°С); *на осях ординат*: φ — относительная влажность воздуха (%), *е* — абсолютная влажность воздуха (мбар), остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

достигающей максимальной величины к моменту наибольшего завядания, вплоть до выделения CO_2 на свету наблюдаются синхронное снижение показателей датчика движения жидкости по стеблю и изменение температурного градиента от отрицательных значений до положительных. К моменту наибольшего напряжения температурного, водного и газового обмена, когда не только листья, но и осевые органы растений теряют тургор, приурочен полив. Динамика этих показателей в день полива показана на рис. 5, *Б*, воспроизводящем результаты одного из параллельных опытов. На том же рисунке показан суточный ход исследованных функций в начале опыта — за четверо суток до полива — при отсутствии дефицита влаги в растении и почве. В то время как у тургесцентных растений при включении света наблюдается быстрый и значительный рост видимого фотосинтеза, потока воды по растению и установление небольшого (—1, —2°) отрицательного температурного градиента, у обезвоженных растений эти реакции ослаблены: подъем интенсивности фотосинтеза незначителен и растянут во времени, изменение скорости движения жидкости



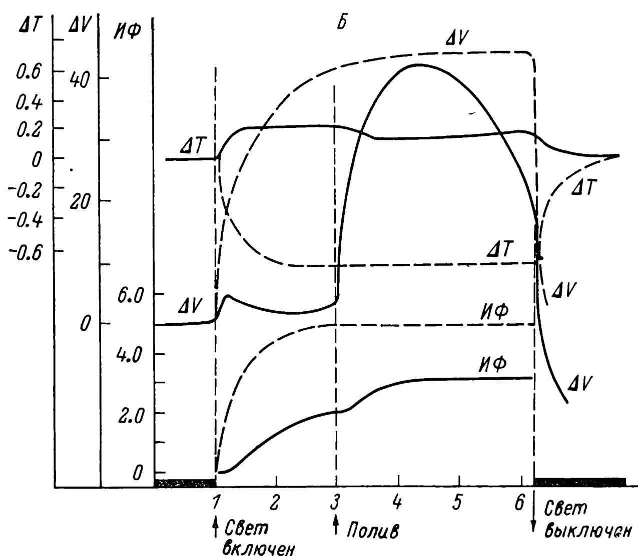


Рис. 5. **Изменения видимого фотосинтеза, скорости движения жидкости по стеблю и температурного градиента под влиянием почвенной засухи и последующего полива.**

А — влияние нарастающего обезвоживания почвы от полной влагоемкости (на 1-й день опыта) до 18% от полной влагоемкости (на 5-й день опыта), *Б* — динамика изменения физиологических показателей в день полива. *Штриховая линия* — суточный ход этих показателей в контрольном опыте при полной влагоемкости почвы.

На оси абсцисс: время опыта (*А* — дни, *Б* — часы); *на осях ординат* обозначения те же, что и на рис. 2.

по стеблю при освещении растения отсутствует почти полностью вследствие недостатка влаги в почве, а температурный градиент меняет знак — лист нагревается больше, чем воздух. Полив завядшего растения (рис. 5, *А*, *Б*) вызывает практически мгновенный рост скорости движения воды по стеблю, достигающей максимума через 1.5 ч после полива. В то же время отмечается более медленное восстановление таких физиологических функций растений, как интенсивность фотосинтеза и способность к терморегуляции (температурный градиент).

А н а л и з   к о р р е л я т и в н ы х   с в я з е й. Сопоставление хода интенсивности фотосинтеза (ИФ), скорости движения жидкости по стеблю (ΔV) и температурного градиента лист—воздух (ΔT) выявило при определенных сочетаниях внешних условий сопряженный характер их изменений. Математическая обработка полученных зависимостей с помощью ЭВМ БЭСМ-4 позволяет определить степень вероятных корреляций между

отдельными показателями (см. таблицу). При уровне надежности вывода 0.95 и выборке $n=18$ значимость коэффициента корреляции $t_r=1.93$ и корреляции малодостоверны при $r \leqslant 0.45$. В таблице приведены также аналитические выражения для основных функциональных зависимостей между ИФ, ΔV и ΔT в виде уравнений линейной регрессии, что при больших коэффициентах корреляции процессов дает возможность по крайней мере в условиях проведенного эксперимента дать оценку одного из показателей по значению другого.

Уравнения прямолинейной регрессии
и коэффициенты корреляции показателей физиологических процессов
в различных условиях опыта

Условия опыта	Исследуемые показатели	Уравнение регрессии	Коэффициент корреляции
Изменение облученности нормального растения (рис. 2, *А*)	ИФ (x) и ΔV (y)	$y=-3.51+0.32x$	+0.98
	ИФ и ΔT	$y=-0.98-3.54x$	—0.97
	ΔV и ΔT	$y=6.35-13.33x$	—0.94
Изменение облученности подвядшего растения (рис. 2, *Б*)	ИФ и ΔV	$y=1.15+0.26x$	0.98
	ИФ и ΔT	—	0
	ΔV и ΔT	—	0
Воздействие температуры и влажности воздуха на растение периллы (рис. 4, *А*)	ИФ и ΔV	$y=3.84+0.10x$ [1]	0.89
	ИФ и ΔT	$y=6.35-0.51x$	—0.77
	ΔV и ΔT	$y=24.23-7.50x$ [2]	—0.87
Воздействие температуры и влажности воздуха на растение фасоли (рис. 4, *Б*)	ИФ и ΔV	$y=-0.25+0.11x$ [3]	+0.40
	ИФ и ΔT	$y=3.25-1.36x$	—0.99
	ΔV и ΔT	$y=31.85-15.02x$	—0.75
	φ и ИФ	$y=7.4-0.04x$	—0.94
	φ и ΔV	—	—0.31
	φ и ΔT	$y=-2.75+0.025x$	+0.95
Воздействие повышенной температуры на растение томата	ИФ и ΔT	$y=-1.08-0.11x$ (опыт 13 XII)	—0.98
Растение периллы в условиях почвенной засухи (рис. 5, *А*)	ИФ и ΔV	$y=1.75+0.14x$ [4]	0.42
	ИФ и ΔT	$y=3.00-1.92x$	—0.74
	ΔV и ΔT	$y=8.41-13.33x$	—0.76

[1] При температуре воздуха $T_в \leqslant 28°$ С. [2] При $T_в \leqslant 22°$ С. [3] При $T_в \geqslant 19°$ С. [4] До полива.

Обсуждение результатов

Вопрос о взаимосвязи фотосинтеза, транспирации растений и температуры листьев поднимался в научной литературе неоднократно. Немало данных свидетельствует о параллелизме величины транспирации и фотосинтетического газообмена (Brix, 1962; Kluge, Fischer, 1967; Plaut, Braudo, 1973; Beardsell et al. 1973a; Woodward, Rawson, 1976, и др.).

В исследованиях, выполненных в естественных условиях, величина температурного градиента лист—воздух рекомендуется как основа для определения транспирации (Клешнин, Шульгин, 1963) и интенсивности фотосинтеза (Шайдуров, 1962).

Температура листа и связанный с ней градиент температуры на границе раздела лист—окружающий воздух является одним из важных показателей жизнедеятельности растения. У нормально транспирирующего листа температура обычно несколько ниже (на 0.5—1.5° С) температуры воздуха и наблюдается высокая степень корреляции между величинами фотосинтеза, температурного градиента и водного тока по стеблю в оптимальных стационарных условиях (см. таблицу).

Проведенные нами опыты по изменению интенсивности лучистого потока показывают, что в условиях подавленной транспирации (подвядание и закрывание устьиц) способность листьев к регулированию собственной температуры в значительной степени ограничивается. И если у нормального тургесцентного растения мы наблюдаем тесную взаимосвязь

интенсивности видимого фотосинтеза и величины температурного градиента лист—воздух (чем ниже температурный градиент, тем выше фотосинтез, коэффициент корреляции процессов $r=-0.97$), то у завядающего растения значительные вариации видимого фотосинтеза в пределах световой кривой можно проследить на фоне нулевого температурного градиента ($r=0$).

При использовании источников света разного спектрального состава, несмотря на выравнивание общей световой энергии, падающей на листья, создаются различные условия теплового и водного режимов, которые вызваны неодинаковой степенью поглощения листьями радиации с разной длиной волны. В естественных условиях листья поглощают до 85% падающей радиации с $\lambda=400-720$ нм и только 10—15% инфракрасной радиации. Благодаря водяному экрану растения в фитокамере получают светопоток, содержащий только ближнюю инфракрасную радиацию с длиной волны не более 1200 нм, для которой вода (в том числе и содержащаяся в клетках листа) почти прозрачна. В связи с этим доля поглощенной листьями в фитокамере инфракрасной радиации значительно уменьшена. При равенстве общей энергии лучистый поток ламп ЗН-7, обогащенный ближней инфракрасной радиацией, поглощается листьями в меньшей степени, чем свет ламп ДРЛФ-400 с незначительным содержанием радиации с $\lambda=700-1200$ нм и преобладанием коротковолновых лучей спектра, стимулирующих открывание устьиц и транспирацию. Таким образом, на свету ламп ДРЛФ-400 одновременно создаются предпосылки как для значительно большего повышения температуры листа, так и для более интенсивной транспирации и потока воды по растению. Это приводит к тому, что при подобном освещении температурный градиент сохраняется низким, равным по значению температурному градиенту листьев на свету ламп накаливания той же интенсивности, где условия облучения приводят к меньшему нагреванию листьев и к более умеренному транспирационному току воды. Различия в поглощении радиации нарушают и наблюдаемую в ряде опытов тесную взаимосвязь интенсивности фотосинтеза и температурного градиента. Это следует учитывать как при искусственном освещении растений с использованием различных по спектральным характеристикам электрических ламп, так и в естественных условиях в связи с варьированием спектрального состава поглощенной листьями солнечной радиации на разных географических широтах и в разное время суток (Шахов, 1963; Дадыкин, 1964; Шульгин, 1973).

При исследовании влияния температуры на фотосинтетическую активность, водный обмен и тепловой режим листьев в камере складываются определенные сочетания температуры и влажности воздуха, поэтому наряду с ожидаемым воздействием температуры следует учитывать и возможное влияние на изучаемые процессы создающегося дефицита водяных паров. Что такое влияние может быть значительным, следует из сопоставления хода кривых температурного градиента ΔT и относительной влажности φ (рис. 4, *Б*). Это подтверждает и проведенное нами с использованием уравнения множественной регрессии (Плохинский, 1970) сравнение точности определения градиента ΔT в функции двух аргументов: температуры воздуха и дефицита влажности $\Delta\varphi=(100-\varphi)\%$ и каждого из них в отдельности. Было показано, что влияние температуры мало сказывается на точности определения ΔT. Следовательно, для температурного градиента лист—воздух изменения дефицита влажности воздуха являются доминирующими.

Характер влияния дефицита влаги в воздухе сказывается не только на температурной зависимости градиента ΔT, но и на температурных кривых видимого фотосинтеза и движения воды по стеблю (рис. 4, *А*, *Б*). Все это приводит к заметному искажению классического хода температурной кривой фотосинтеза: в условиях слабого дефицита водяных паров в атмосфере видимый фотосинтез при 15° С оказывается значительно выше, чем при 25° С. Фотосинтетическое усвоение CO_2 здесь коррелирует с тем-

пературным градиентом (коэффициент корреляции r—0.77—0.99), следующим за изменениями относительной влажности воздуха (r=0.95). Такая закономерность характерна для растений закрытого грунта в условиях ограниченной вентиляции (Альтергот, 1963). Повышение биологического и хозяйственного урожая в условиях низкой температуры (10—15° С) и длинного дня наблюдалось при выращивании ячменя в Стокгольмском фитотроне (Dormling et al., 1969), что, очевидно, было связано с более интенсивной ассимиляцией углерода.

При изменении интенсивности света, температуры и влажности воздуха в фитокамере можно наблюдать тесную корреляцию между интенсивностью фотосинтеза и скоростью потока жидкости по стеблю (коэффициент корреляции r=0.89—0.98). Однако в ряде случаев такая взаимосвязь нарушается (например, при достаточно большом дефиците водяных паров в воздухе и низкой температуре или при 100% относительной влажности и высокой температуре). В этих условиях скорость водного тока по стеблю следует за температурой и в меньшей степени зависит от влажности воздуха. Интенсивность фотосинтеза подобных изменений не обнаруживает.

Возможность нарушения корреляции между интенсивностью газообмена и скоростью движения жидкости по стеблю обусловлена различной степенью вариабельности этих процессов. При нарастании водного дефицита наступает патологическое состояние растений, для которого характерны угнетение основных физиологических процессов и потеря листьями способности к терморегуляции. Тем не менее и в этот период сохраняется достаточно сильная корреляция между показателями водного, теплового и газового обмена растений (коэффициент корреляции r=0.74—0.76).

С возобновлением оптимального водоснабжения различные физиологические функции нормализуются разными темпами. Почти мгновенную реакцию на полив обнаруживает скорость потока жидкости по растению, тогда как температурный градиент еще долгое время остается на прежнем уровне в связи с отставанием восстановления транспирации (Карманов, Радченко, 1969). Еще медленнее восстанавливается нормальная фотосинтетическая активность. Механизм, ответственный за снижение видимой ассимиляции CO_2 при водном дефиците растений, еще не выяснен окончательно. Скорее всего наступают разбаланс фотосинтеза и дыхания (Brix, 1962; Жолкевич, 1968; Хит, 1972, и др.) и снижение накопления АТФ (Галеева и др., 1964; Nir et al., 1967; Santarius, Ernst, 1967), вызванные нарушением метаболических процессов в завядающем растении и требующие определенного срока для репарации.

С увеличением обезвоживания листьев в результате прекращения полива или при снижении транспирации с уменьшением дефицита влажности воздуха температура листа, первоначально оставаясь ниже температуры воздуха, начинает повышаться и в ряде случаев превышает ее. Положительный градиент лист—воздух может наблюдаться и при достаточной транспирации, но высокой облученности (Карманов, 1951; Клешнин, 1951; Радченко, 1966). При такой ситуации сохраняется корреляция между величинами фотосинтеза и потока воды по растению, но нарушается сопряженность интенсивности фотосинтеза и температурного градиента.

Высокую степень корреляции во многих наших опытах между интенсивностью видимого фотосинтеза, скоростью движения жидкости по стеблю и температурным градиентом лист—воздух можно объяснить единством транспортных путей диффузии CO_2 и водяных паров, зависящей от работы устьичного аппарата листьев. Так, при увеличении интенсивности света и преобладании коротковолновой части спектра устьица широко раскрываются. Под влиянием значительного водного дефицита растений, так же как и в условиях избыточной влажности воздуха, устьичные щели закрываются, устьичное сопротивление диффузии газа возрастает. При нормализации водоснабжения и при понижении относи-

тельной влажности воздуха устьичное сопротивление диффузии вновь ослабевает (Stålfelt, 1956; Ketellapper, 1963; Zelitch, 1965; Молдау, 1972, 1977, и др.).

Однако в литературе накопился большой материал, свидетельствующий о ведущей роли не устьичной, а внутриклеточной регуляции фотосинтеза через фотосинтетическую активность мезофилла (Бриллиант, 1949; Gaastra, 1959; Оканенко, Починок, 1959; Тарчевский, 1964; Kluge, Fischer, 1967; Plaut, Braudo, 1973; Beardsell et al., 1973a, b, и др.). Наблюдаемый параллелизм интенсивности поглощения углекислоты и транспирации некоторые исследователи объясняют регулирующим действием углекислотного обмена на транспирацию через влияние на замыкающие клетки устьиц (Kluge, Fischer, 1967).

В заключение отметим, что между интенсивностью фотосинтеза, скоростью водного потока по растению и температурным градиентом лист—воздух за исключением случаев резких изменений радиационного и конвективного теплообмена и водного режима растений наблюдается достаточно высокая степень корреляции. Несмотря на отсутствие прямой физиологической связи между исследованными показателями, эта корреляция в условиях определенного эксперимента позволяет использовать информацию об одном из процессов для оценки уровня другого.

ЛИТЕРАТУРА

Альтергот В. Ф. (1963). Особенности физиологии тепличного томата при нарушении транспирации и перегреве. В кн.: Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью. М. — Бриллиант В. А. (1949). Фотосинтез как процесс жизнедеятельности растений. М.; Л. — Галеева С. Г., Тарчевский И. А., Мазильников Г. А. (1964). Влияние обезвоживания на фотосинтетический метаболизм углерода и фотосинтетическое фотофосфорилирование у *Elodea canadensis.* Тез. докл. Второй конф. физиол. и биохим. раст. Сибири и Дальнего Востока. Иркутск. — Дадыкин В. П. (1964). О связи внешних условий с обменом энергии растений Крайнего Севера. В кн.: Проблемы Севера, 8. Петрозаводск. — Жолкевич В. Н. (1968). Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита. М. — Карманов В. Г. (1951). Влияние мощности лучистого потока и температуры воздуха на температуру растения. ДАН СССР, 77, 5. — Карманов В. Г. (1956). Измерение температуры листьев в физиологических исследованиях. Автореф. канд. дис. Л. — Карманов В. Г. (1969). Использование микротерморезисторной техники для получения информации о среде и жизнедеятельности растений. Тр. по агроном. физике, 24. Л. — Карманов В. Г., Радченко С. С. (1969). О водном обмене растений и режиме его самоуправления. В кн.: Водный режим сельскохозяйственных растений. М. — Каролин А. Ю., Молдау Х. А. (1976). Факторостатная камера с регистрацией транспирации и CO_2-обмена надземных и подземных частей растения. Физиол. раст., 23, 3. — Клешнин А. Ф. (1951). К вопросу о температуре листьев растений при искусственном освещении. ДАН СССР, 79, 6. — Клешнин А. Ф., Шульгин И. А. (1963). О транспирации и температуре листьев растений в условиях солнечного освещения. В кн.: Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью. М. — Молдау Х. А. (1972). Влияние дефицита воды и светового режима на фотосинтетическую активность листьев. Физиол. раст., 19, 6. — Молдау Х. А. (1977). Устьица — универсальные регуляторы фотосинтеза. Физиол. раст., 24, 5. — Одуманова Г. А. (1959). Фотосинтез растений в условиях искусственного освещения и его связь с репродуктивным развитием. Автореф. канд. дис., Л. — Оканенко А. С., Починок Х. Н. (1959). Влияние водного режима на интенсивность фотосинтеза. Науч. тр. Укр. ИФР, 16. Киев. — Плохинский Н. А. (1970). Биометрия. М. — Радченко С. И. (1966). Температурные градиенты среды и растения. М. — Соловьев Е. В., Карманов В. Г. (1976). Автоматический переносной прибор для измерения углекислотного газообмена растений. Тез. докл. Всес. совещ. «Газометрические исследования фотосинтеза и дыхания растений». Тарту. — Соловьев Е. В., Мухин В. П., Карманов В. Г. (1969). Применение катарометра на термисторах для анализа двуокиси углерода в физиологии растений. Тр. по агроном. физике, 24. Л. — Тарчевский И. А. (1964). Фотосинтез и засуха. Казань. — Хит О. (1972). Фотосинтез. М. — Шайдуров В. С. (1962). Зависимость интенсивности фотосинтеза от градиента температур между листом и окружающим воздухом. Ж. общ. биол., 23, 2. — Шахов А. А. 1963. Вопросы фотоэнергетики водного режима растений. В кн.: Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью. М. — Шульгин И. А. (1973). Растение и солнце. Л. — Beardsell M. F., Mitchell K. J., Thomas R. (1973a). Transpiration and photosynthesis in soybean. J. Exp. Bot., 24, 80. — Beard-

s e l l M. F., M i t c h e l l K. J. T h o m a s R. (1973b). Effect of water stress under contrasting environmental conditions on transpiration and photosynthesis in soybean. J. Exp. Bot., 24, 80. — B r i x H. (1962). The effect of water stress on the rates of photosynthesis and respiration in tomato plant and loblolly pine seedlings. Physiol. Plant., 15, 1.— Č a t s k y J., T i c h a I. (1974). An installation for measuring carbon dioxide and water vapour exchange rates with a precise environmental controll. Biologia Plant., 16, 2.— D o r m l i n g J., G u s t a f s o n A., Von W e t t s t e i n D. (1969). Phytotron cultivation of bonus barley: the control of maturation and grainquality. Hereditas, 63, 3.— G a a s t r a P. (1959). Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. Mededel, Landbouwhogesch. Wageningen, 59, 11. — K e t e l l a p p e r H. J. (1963). Stomatal physiology. Rev. Pl. Physiol., 14. — K l u g e M., F i s c h e r K. (1967). Über Zusammenhänge zwischen dem CO_2-Austausch und der Abgabe von Wasserdampf durch *Briophyllum daigremontianum* Berg. Planta, 77, 212. — N i r J., P o l j a k o f f - M a u b e r A. (1967). Effect of water stress on the photochemical activyty of chloroplasts. Nature, 213, 5079. — P l a u t Z., B r a v d o B. (1973). Response of carbon dioxide fixation to water stress. Plant Physiol., 52, 1. — S a n t a r i u s A., E r n s t R. (1967). Das Verhalten von Hill-Reaktion und Photophosphorilierung isolierten Chloroplasten in Abhängigkeit vom Wassergehalt. Planta, 73, 1. — S t å l f e l t M. G. (1956). Der stomatäre Transpiration und die Physiologie der Spaltöffnungen. In: Encyclopedia of Plant Physiology, 3. — W o o d w a r d R. G., R a w s o n H. M. (1976). Photosynthesis and transpiration in dicotyledonus plants. Austral. J. Plant Physiol., 3, 257. — Z e l i t c h I. I. (1965). Environmental and biochemical control of stomatal movement in leaves. Biol. Nev., 40, 463.

Агрофизический
научно-исследовательский институт,
Ленинград.

Получено 11 IV 1979.

SUMMARY

The correlation of photosynthesis, water- and heat regimes of plants was investigated in the plant chamber of original construction, connected with the infrared CO_2-analyzer OA—5501 and provided with thermistors of high sensibility for controlling leaves and air temperatures, air humidity, and liquid flow through the stem. It has been shown that the visible photosynthesis is proportional to the rate of liquid flow through the stem (r=0.89—0.94) under conditions of light regime changes, increasing air humidity within the range of temperatures from 20 up to 30° C, gradual decreasing of the water content in plants. Sudden changes of plant water regime (watering of faded plants) with changing the air humidity and simaltaneous decreasing of the temperature below 20° C or increasing the latter above 30° C destroy the correlation (r=0). There is a high negative correlation of photosynthesis and leaf-air temperature gradient in their dependency on the radiation absorption of leaves and on the air humidity (r=0.98—0.99). Under conditions of considerable water deficit of the soil and of the plant this correlation is absent (r=0). The data obtained allowed to establish the area of possible correlations of the investigated physiological processes.

УДК 582.26 (262.81)

Н. И. Караева

ИССЛЕДОВАНИЕ ДИАТОМЕЙ КАСПИЙСКОГО МОРЯ В СКАНИРУЮЩЕМ ЭЛЕКТРОННОМ МИКРОСКОПЕ. II. РОДЫ *EPITHEMIA, RHOPALODIA*

N. I. KARAYEVA. A STUDY OF DIATOMS OF THE CASPIAN SEA UNDER SCANNING ELECTRON MICROSCOPE. II. THE GENERA *EPITHEMIA, RHOPALODIA*

Изложены результаты изучения видов родов *Epithemia* и *Rhopalodia* в сканирующем электронном микроскопе. Приведены новые данные по ультраструктуре панциря исследованных видов, при этом особое внимание уделено строению и расположению шва.

Изучение диатомовых водорослей с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) позволило уточнить описания некоторых видов со сложным строением панциря. СЭМ дает возможность исследовать один и тот же панцирь с различных сторон, что в световом микроскопе (СМ) невозможно. В настоящей статье, являющейся продолжением нашей ранней публикации (Караева, 1975), приводятся данные о трех представителях из двух родов диатомовых водорослей, составляющих флору Каспийского моря.

Род *Epithemia* Bréb.

Первые единичные фотографии видов этого рода — *Epithemia turgida* (Ehr.) Kütz., *E. zebra* (Ehr.) Kütz. (Miller, 1969; Cassie, 1972), *E. sorex* Kütz. (Ehrlish, 1973; Schoeman, Archibald, 1976), полученные с помощью СЭМ, показали, что диагноз рода, составленный по данным СМ, не вполне точен, особенно в отношении характеристики шовного аппарата. Проведенное нами исследование *Epithemia sorex* из Каспийского моря (рис. 1 — см. вклейку) с помощью СЭМ позволило дать более полное описание этого вида.

Epithemia sorex Kütz. (рис. 1). Панцирь с пятью-шестью вставочными ободками, 3—4 в 10 мкм, несущими по краю один ряд пор (рис. 1, *1—3*). Структура створки из двойных рядов ареол, чередующихся с ребрами. Последние сильно развиты на внутренней поверхности створки, довольно глубоко вдаются в полость клетки и могут рассматриваться как псевдосепты (рис. 1, *4*). Система шва представляет собой изогнутую под углом трубку, проходящую в стенке створки. Стенка трубки, выходящая на наружную поверхность створки, несет отчетливо различимую щель шва (рис. 1, *2*, *3*) со слабо развитыми конечными порами. Осевое поле очень узкое, одностороннее вследствие того, что щель шва на наружной поверхности трубки смещена к брюшному краю. Среднее поле неразвито. Большая часть стенки трубки выходит на внутреннюю поверхность створки, здесь на ней четко выделяются овальные каналовые поры, 3—5 в 10 мкм. Ширина пор намного меньше ширины трубки-канала (рис. 1, *4*).

F. Schoeman и R. Archibald (1976) выделяли у этого вида на внутренней поверхности створки ребра (псевдосепты) первичные и вторичные. Последние более тонкие и прерываются швом. У каспийских экземпляров различие между первичными и вторичными ребрами выражено нерезко (рис. 1, *4*). Кроме того, у каспийских экземпляров на наружной поверхности спинной стороны загиб всегда отделяется от створки утолщенным окремнелым пограничным ребром (рис. 1, *1—3*). Описанные этими авторами гантелевидные ареолы, по нашему мнению, являются следствием разрушения участка стенки между двумя соседними ареолами — столь частого явления при очистке панцирей.

Род *Rhopalodia* O. Müll.

Исследование видов этого рода в трансмиссионном электронном микроскопе (ТЭМ) позволило наглядно продемонстрировать каналовидный характер шва (Helmcke et al., 1953—1977). Имеются единичные снимки панцирей некоторых видов рода, сделанные с помощью СЭМ — *Rhopalodia gibberula* (Ehr.) O. Müll. (Miller, 1969), *R. gibba* (Ehr.) O. Müll. (Helmcke et al., 1953—1977; Cassie, 1972; Ehrlish, 1973), но они по существу демонстрируют лишь общий вид створки.

Мы исследовали две обычные в Каспийском море диатомеи этого рода — чрезвычайно широко распространенную повсюду *Rhopalodia gibba* var. *ventricosa* (Kütz.) Perag. (рис. 2; 3; 4, *1* — см. вклейки) и редкую средиземноморскую *R. musculus* var. *succincta* (Bréb.) Perag. (рис. 4, *2*, *3*; 5 — см. вклейку). Нашей основной задачей было исследование панцирей в положении, когда хорошо виден киль, который, согласно светооптическим диагнозам, лежит на спинной стороне створки («Диатомовый анализ», 1950 : 308). При последовательном изменении угла наклона столика с препаратом только СЭМ дает возможность видеть одновременно и собственно створку, и загиб спинной стороны ее и уточнить, таким образом, положение и форму киля и шва.

Rhopalodia gibba var. *ventricosa* (Kütz.) Perag. (рис. 2; 3; *4*, *1*). Панцирь с двумя-тремя вставочными ободками, несущими один ряд пор. Структура наружной поверхности створки из поперечных ребер, чередующихся со сдвоенными рядами ареол. Поверхность ребер усеяна крошечными кремнеземными утолщениями — гранулами (рис. 2, *4*), обычно разрушающимися при кипячении в кислотах. На внутренней поверхности створки ребра более выражены, чем на наружной, и чередуются с псевдосептами (рис. 2, *6*; 4, *1*). Различие между ребрами и псевдосептами у экземпляров из каспийской популяции выражено четко в отличие от таковых рода *Epithemia*. Слабо развитый киль представляет собой выпуклость — своего рода валик, тянущийся по границе спинной стороны створки и ее загиба (рис. 3, *1*, *2*). На наружной поверхности киля щель шва сопровождается очень узким, почти неразвитым осевым полем (рис. 2, *3*, *4*; 3, *3*). Центральные поры шва загнуты к брюшному краю (рис. 2, *2—4*; 3, *1*, *2*). Среднее поле отсутствует. На рис. 2, *6* можно видеть окончание канала на внутренней поверхности створки и то, что канал имеет самостоятельную стенку, не сливающуюся полностью с собственно стенкой створки.[1]

Rhopalodia musculus var. *succincta* (Bréb.) Perag. (рис. 4, *2*, *3*; 5). Панцирь с пятью-шестью вставочными ободками, 5—6 в 10 мкм, они имеют нерегулярную структуру. Поясковая зона панциря представлена с брюшной стороны на рис. 4, *3*, со спинной — на рис. 5, *3*, *4*. Структура наружной поверхности створки из поперечных ребер,

---

[1] К сожалению, нам не удалось так сфотографировать внутреннюю поверхность створки, чтобы продемонстрировать канал с порами (на фотографиях, сделанных с помощью ТЭМ, обычно хорошо различаемые). Препятствием являлись малая величина угла соединения створки и загиба спинной стороны и значительная протяженность псевдосепт в глубину панциря.

чередующихся с одним или двумя, реже тремя рядами ареол. В последних случаях ребра группируются как бы пучками, между которыми обычно наблюдаются нерегулярные кремнеземные анастомозы в виде коротких ребрышек (рис. 4, *3*; 5, *2*). На внутренней поверхности створки ряды ареол (два-четыре) чередуются с псевдосептами (рис. 5, *5*, *6*). Отдельные псевдосепты не достигают брюшного края створки (рис. 5, *6*). Валик, в котором расположен канал-шов, более оттянут сравнительно с *R. gibba* var. *ventricosa* и выдается на границе створки и загиба спинной стороны в виде гребневидного выроста — киля (рис. 4, *3*; 5, *1—6*). Последний несколько сужен на середине (рис. 5, *4*, *5*). Щель шва проходит по самому краю киля и сопровождается очень узким, почти неразвитым осевым полем. Центральные поры загнуты к брюшной стороне, среднее поле отсутствует (рис. 5, *2*, *3*).

На киле по обе стороны от наружной границы осевого поля имеются самостоятельные короткие поперечные ребрышки (равномерно расположенные в отличие от поперечных ребер створки) (рис. 4, *3*; 5, *1—3*). Концы их находят на створку и на загиб и, по-видимому, не всегда прочно срастаются с ними. При очистке панциря эти концы легко отделяются и приподнимаются над поверхностью собственно створки и загиба, образуя своего рода бахрому по внешним краям осевого поля (рис. 4, *3*; 5, *1—3*). Каждое из указанных ребрышек на загибе несет в свою очередь по одному легко разрушающемуся при очистке шипику [2] (рис. 5, *5*). На внутренней поверхности створки видны крупные, почти четырехугольные поры каналовидного шва (рис. 5, *6*), 22—23 в 10 мкм. Их величина обусловлена частичной редукцией внутренней стенки канала и соответственно фибул. На рис. 5, *6* можно отчетливо видеть, что, как и у вышеописанной разновидности, трубка каналовидного шва имеет самостоятельную стенку, что собственно и позволяет говорить о редукции.

По существу гребневидный киль, расположенный на границе створки и загиба, по строению приближается к крылу с проходящим в нем каналовидным швом, имеющему место у представителей сем. *Surirellaceae* (Kütz.) Grun.

Настоящее исследование, хотя проведено на ограниченном числе видов, еще раз подчеркнуло отличия в строении шовного аппарата родов *Epithemia* и *Rhopalodia*. Наряду с известными различиями в строении панциря, характере вставочных ободков, наличии или отсутствии септ и других признаках они являются еще одним аргументом, подтверждающим правильность позиции тех авторов, которые относят названные роды к разным надродовым категориям (Östrup, 1910; Топачевский, 1950, 1962).

ЛИТЕРАТУРА

Диатомовый анализ. (1950). III. М.; Л. — Караева Н. И. (1975). Исследование диатомей Каспийского моря в электронном микроскопе. I. Роды *Diatoma D. C.*, *Diploneis* Ehr., *Navicula* Bory. Бот. ж., 60,5. — Предложения для стандартизации терминологии и диагнозов по диатомовым водорослям. (1977). Бот. ж., 62, 2. — Топачевский О. В. (1950). До питання про сучасний систематичний поділ діатомових водорослей. Бот. ж. АН УРСР, VII, 3. — Топачевский О. В. (1962). Вопросы цитологии, морфологии, биологии и филогении водорослей. Киев. — Cassie V. (1972). Étude des Diatomeés de Gisement Quaternaire de Saint-Saturnin (Puy de Dôme). Int. Rev. ges. Hydrob., 57, 2. — Ehrlish A. (1973). Quaternary Diatoms of the Hula basin (Nortern Israel). Geol. Surv. Israel Bul., 56, 8. — Helmcke J.-G., Gerloff J., Krieger W. (1953—1977). Diatomeenschalen im elektronenmikroskopischen Bild. I—X.— Miller U. (1969). Fossil diatoms under the scanning electron microscope. A preliminary report Sverig. geol. Unders. Afh., ser. C, 642. Arsbok, 61, 5. — Östrup E. (1910). Danske Diatomeer. Kjobenhavn. — Schoeman F. R., Archibald R. E. M. (1976). The diatom flora of southern Africa. I. Pretoria.

Институт ботаники АН АзССР,
Баку.

Получено 19 XII 1979.

[2] Значение термина см. «Предложения для стандартизации. . .» (1977 : 196).

SUMMARY

New data on the morphology of one species of the genus *Epithemia* Bréb. and the two species of the genus *Rhopalodia* O. Müll. have been obtained. The description of the valve for each of them is given, special attention paid to the particularities of the raphe structure, which allowed to enlarge the species diagnosis. New data on the differences in the structure of the species in the genus *Rhopalodia* O. Müll. and the difference between the latter and the genus *Epithemia* Bréb. have been reported. The conclusion has been made on the reliability of the data of some authors, who assimilate these genera to different above-genus categories.

УДК 582.931 (575)+(574)

Е. В. Николаев

РОД *FRAXINUS (OLEACEAE)* ВО ФЛОРЕ СРЕДНЕЙ АЗИИ И КАЗАХСТАНА

E. V. NIKOLAEV. THE GENUS *FRAXINUS* (*OLEACEAE*) IN THE FLORA OF MIDDLE ASIA AND KAZAKHSTAN

Установлены причины различного понимания систематиками видов рода *Fraxinus* L. во флоре Средней Азии и Казахстана. Дана обработка рода для этой флоры. Впервые приводятся автограф А. Лемана и фотографии типов *F. syriaca* и *F. sogdiana*.

Двуликий согдский ясень

Несмотря на достаточное число работ по систематике рода *Fraxinus*, а также на его сравнительно небольшой объем во флоре СССР (12 видов, Васильев, 1952), до сих пор не прекращается полемика и не выработана общая точка зрения на видовой состав рода. Систематики полемизируют, а лесоводы занимаются изучением объектов, которые не определены однозначно, а следовательно, неопределенны.

В этой статье на примере анализа гербарных материалов и литературы мы попытались разобраться с группой среднеазиатских ясеней из секции *Bumelioides* (Endl.) V. Vassil., а именно с *Fraxinus syriaca* Boiss., *F. sogdiana* Bunge и *F. potamophila* Herd., которые в работах разных авторов каждый раз определяются по-разному. Приведем несколько примеров. A. Lingelsheim (1920) в монографической обработке рода *Fraxinus* допускает одновременное существование всех трех видов. В. Н. Васильев (1952, 1960) и Р. В. Камелин (1973) признают *F. syriaca* и *F. sogdiana*, но *F. potamophila* считают синонимом последнего. А. А. Абдурахманов (1959, 1961), В. П. Дробов (1961) и H. Scheller (1977) доказывают «право на жизнь» *F. syriaca* и *F. potamophila*, а *F. sogdiana*, по их мнению, является синонимом *F. syriaca*. Не существует единой точки зрения на видовой состав среднеазиатских ясеней и в региональных флорах республик Средней Азии. Чем же объясняется такое большое число различных суждений, и кто же прав?

Работа систематика начинается с изучения протолога и номенклатурного типа. Естественно предположить, что одинаковая интерпретация этих двух основополагающих элементов должна привести и к одинаковым выводам. Но, к сожалению, этого нет. Мнений слишком много, и, как правило, они исключают друг друга. Вероятно, либо авторы, работая с одним и тем же материалом, осмысливали его каждый по-своему, либо причина разногласий кроется в различии самого материала.

Анализ работ Лингелсхайма, Васильева, Абдурахманова и Шеллера показал, что они несомненно использовали одни и те же первые описания. Однако расхождения у них начались именно с этого. Например, отсутствие или наличие черешочков у боковых листочков сложного (непарноперистого) листа — важный систематический признак для среднеазиатских ясеней из секции *Bumelioides*. Но какую странную эволюцию претерпе-

вает этот признак у *F. sogdiana* в работах некоторых авторов: полноценный нормально развитый черешочек (Bunge, 1854) сначала видоизменяется в черешочковидно-сжатое основание листочка (Lingelscheim, 1920), а затем совсем исчезает (Абдурахманов, 1959, 1961; Scheller, 1977). Эта необычная метаморфоза — не случайность, а, как будет показано далее, закономерное следствие определенной логики рассуждений каждого из авторов.

Попробуем подойти к данной проблеме с другой стороны и разобраться в том, что представляют собой номенклатурные типы, с которыми работали и на которых основывали свои выводы упомянутые систематики. Для начала приведем краткую историческую справку:

F. syriaca — описан E. Boissier в 1849 г. Цитируются два экземпляра, собранные в северной Сирии и на границе Сирии, Турции и Ирака:

1. «. . . in rivum circa Aleppum. Legi Jul. 1846 fructiferam».

2. «. . . Kotsch. pl. Alep.—Kurd. N 22 florif».

F. sogdiana — описан A. Bunge в 1854 г. Цитируются экземпляры, собранные А. Леманом во время его путешествия в 1841—1842 гг. от Оренбурга через Бухару и Самарканд до верховьев Зеравшана (древняя Согдиана) и обратно в Оренбург:

1. «. . . Einige grosse Bäume an den felsigen Abhängen an der Mündung des Flusses Fon, zwischen den Festungen Warsa-nimer (?) und Fon-Saswadi (vel Sarwadi!?) 10 Sept. 1840 (?!) (ramus foliatus sine flore et fructu). . .».

2. «. . . um Buchara kultivirt März, Bucharisch Ssaur-masu; aliae schedulae inscriptum: Ssaur-madshu; man macht aus dem Holz die hisiegen Kämme, 22 Marz 1842 (rami nonnulli feorentes et cum foliis samarisque anni praeteriti)».

F. potamophila — описан F. Herder в 1868 г. (Regel, Herder, 1868). Цитируются экземпляры, собранные П. П. Семеновым у слияния рек Или и Чарын и Н. А. Северцовым на р. Бугунь в Каратау:

1. «Sterile Exemplare vom Ili-Flusse, d. d. 13 Mai 1857, in einer Höhe von 1000′, vom Kara-Agatsch, am Einflusse des Tscharyn in den Ili und längs des Tscharyn, in einer Höhe vom 1500—2500′».

2. «. . . Fruchtexemplare von Flusse Bugun im Karatau, d. d. 17 Mai 1866 (Sewerzov)».

Как видно из приведенных цитат, в первых описаниях точно указана вся необходимая для поиска типового материала информация: фамилии коллекторов, даты сбора, детальное описание мест сбора, а также краткая характеристика самих образцов, взятая с полевых этикеток коллекторов. Если прибавить к этому еще и авторские диагнозы, то, вероятно, двух мнений по поводу того, тип перед нами или не тип, быть не должно.

В гербарии типов среднеазиатского сектора Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР хранятся три гербарных образца (рис. 1, *а*, *б*; 2). Два из них, по единому мнению всех авторов (кроме Лингелсхайма, который вообще не упоминает о типовом материале), являются типами (!?) *F. sogdiana* (рис. 1, *а*, *б*), а третий — типом *F. potamophila* (рис. 2).

Рассмотрим эти образцы подробнее и начнем с типа *F. potamophila*, так как этот случай самый простой. Прежде всего можно с уверенностью сказать, что диагноз Ф. Гердера полностью соответствует облику растения, смонтированного на гербарном листе: «Foliolis 3—4 jugis, petiolatis, ovato-lanceolatis utrinque attenuatis, serratis utrinque glabris, gemmis nigris, racemis brevibus samaris pedunculatis . . .». Далее, в нижнем правом углу гербарного листа имеется этикетка следующего содержания, написанная рукой Гердера: «*Fraxinus* (*Karatavica* — зачеркнуто) *philopotamica* Herd. n. sp. am Fl. Bugun im Karatau, leg. Sewerzov». Почерк Гердера, а также полное совпадение текста этикетки с цитатой из первого описания подтверждают, что именно этот образец был перед глазами автора вида во время описания *F. potamophila*. В левой части гербарного

листа находится этикетка Шеллера: «*Fraxinus potamophila* Herd. H. Scheller det. 1974». Можно сделать вывод: Васильев, Абдурахманов и Шеллер работали с одним и тем же номенклатурным типом *F. potamophila*, разногласий в понимании этого вида у этих авторов нет.

До того как мы перейдем к рассмотрению типовых образцов *F. sogdiana*, необходимо отметить, что единственный вид, относительно которого никогда и ни у кого (Васильев, Абдурахманов, Шеллер) не возникало никаких сомнений, — это *F. syriaca* (рис. 3). Типовой экземпляр этого вида был получен нами в 1980 г. из Женевы. Как и в случае с *F. potamophila*, авторский диагноз полностью соответствует гербарному образцу: «. . . foliis petiolo longo superne canaliculato suffultis 1—2 jugus foliolis glabris pallide virentibus subcoriaceis oblongis parte superiori acute et ascendenti-serratis longe acuminatis lateralibus sessilibus basi breviter cuneatis vel rotundatis impari majori longius acuminato basi longe in petiolum attenuato. . .», а этикетка с автографом Буассье «*Fraxinus syriaca* Boiss. Syria. Alep. Mai—Jul. 1846. E. Boissier» служит доказательством того, что перед нами тип. Шеллер приводит фотографию этого образца в своей работе.

ТАБЛИЦА 1

Морфологические особенности видов *Fraxinus* (по работам некоторых авторов)

Авторы	1—2 пары сидячих листочков	3—4 (5) пар листочков на черешочках
Васильев (1952, 1960)	*Fraxinus syriaca* (рис. 3)	*F. sogdiana* (рис. 5) (*F. potamophila*) (рис. 2)
Абдурахманов (1959, 1961)	*F. syriaca* (рис. 3) (*F. sogdiana*) (рис. 1, *а*)	*F. potamophila* (рис. 2)
Шеллер (1977)		

Примечание. В скобках помещены синонимы.

Несмотря на то что ни Васильев, ни Абдурахманов не видели типа *F. syriaca*, разногласий в понимании этого вида у них также нет, что и подтверждается их трактовкой видового состава среднеазиатских ясеней из секции *Bumelioides* (табл. 1).

Итак, все вышесказанное дает нам право утверждать, что цепочка из трех видов (*F. syriaca*, *F. sogdiana*, *F. potamophila*) имеет два абсолютно надежных звена (*F. syriaca*, *F. potamophila*) и одно загадочное (*F. sogdiana*), которое каким-то не понятным пока образом в работах разных авторов меняет свой морфологический облик и, соответственно, кочует то в одну, то в другую сторону (табл. 1). Необходимо отметить, что при этом конфликтующие группы (Васильев — Абдурахманов, Шеллер) ссылаются на одни и те же гербарные образцы (рис. 1, *а*, *б*), единодушно признавая их за типы *F. sogdiana*. А так ли это на самом деле?

Вспомним, что пишет Бунге в своем диагнозе о *F. sogdiana*: «. . . foliis ternatim subverticillatis (oppositisve) 1—3—(5) jugis cum impari rarius abrupte pinnatis simplicibusve glaberrimis, foliolis petiolulatis ovato-oblongis basi integerrimis cuneatis superne distanter acuminato-serratis. . .». Ленинградский тип (рис. 1, *а*) явно не соответствует этой характеристике, так как листочков у него максимум две пары и листочки сидячие. Зато он ничем не отличается от *F. syriaca*. Нам могут возразить: «А как же этикетка с автографом самого Бунге «*Fraxinus sogdiana* mihi», выполненная типографским способом специально для обработки коллекции Лемана? В верхней части этикетки напечатано: «Alexandri Lehmann Reliquiae botanicae». Ответить на это возражение можно следующим образом. Такая этикетка действительно подтверждает тот факт, что перед нами гербарный образец из коллекции Лемана и что он определен Бунге, но из этого вовсе не следует, что именно по этому образцу составлялся диагноз *F. sogdiana*.

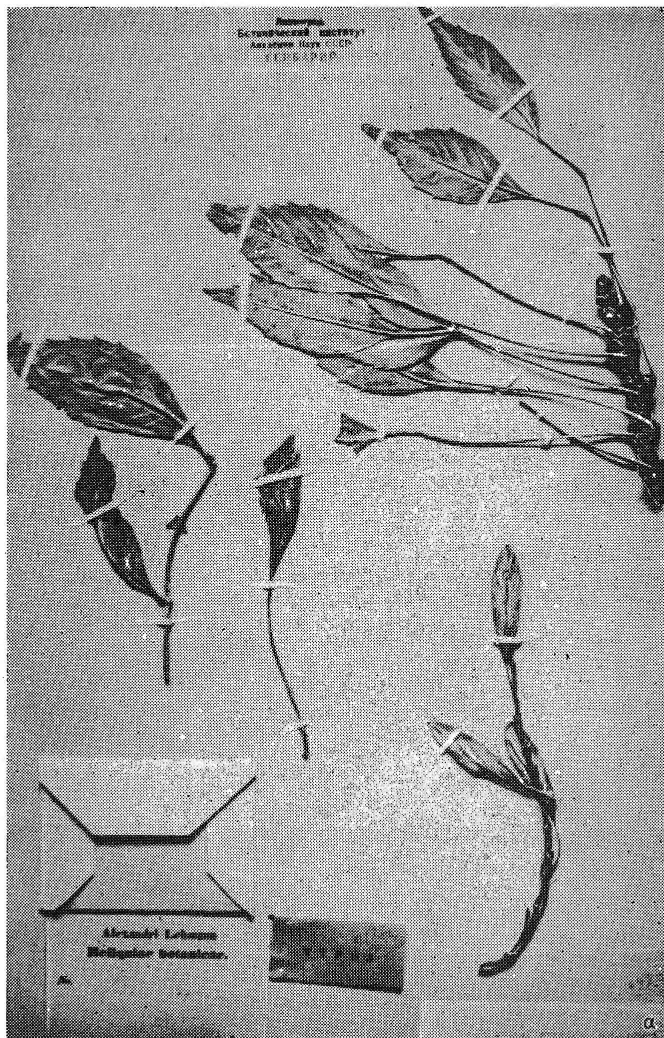


Рис. 1. Ложные типы *Fraxinus sogdiana* (*а*, *б*) (LE).

За время своего путешествия Леман собирал ясени дважды (рис. 4): 10 IX 1841 в бассейне р. Фан — притока Зеравшана (ветка с листьями без цветков и плодов) — и в марте 1842 г. в окрестностях Бухары (ветки с соцветиями, ветки с листьями и крылатками прошлого года). Ленинградские образцы, судя по их внешнему виду (рис. 1, *а*, *б*), были собраны в окрестностях Бухары, о чем говорит и надпись на одной из этикеток «Princ. Buchara». Интересно примечание Лемана относительно бухарских экземпляров: «Культивируется в окрестностях Бухары, . . . по-бухарски Заурмаджу, . . . древесина используется для изготовления гребней. . .».

На основании приведенных фактов можно сделать следующие предположения.

1. Бунге ошибался, определяя гербарные образцы, собранные Леманом в окрестностях Бухары, как *F. sogdiana*. Это типичный *F. syriaca*, специально культивировавшийся местными жителями, во-первых, как очень засухоустойчивое растение и, во-вторых, как источник хорошей древесины для всевозможных поделок.

2. Из процитированных в первом описании образцов за типовой можно принять только один, собранный Леманом 10 IX 1841 в бассейне р. Фан.

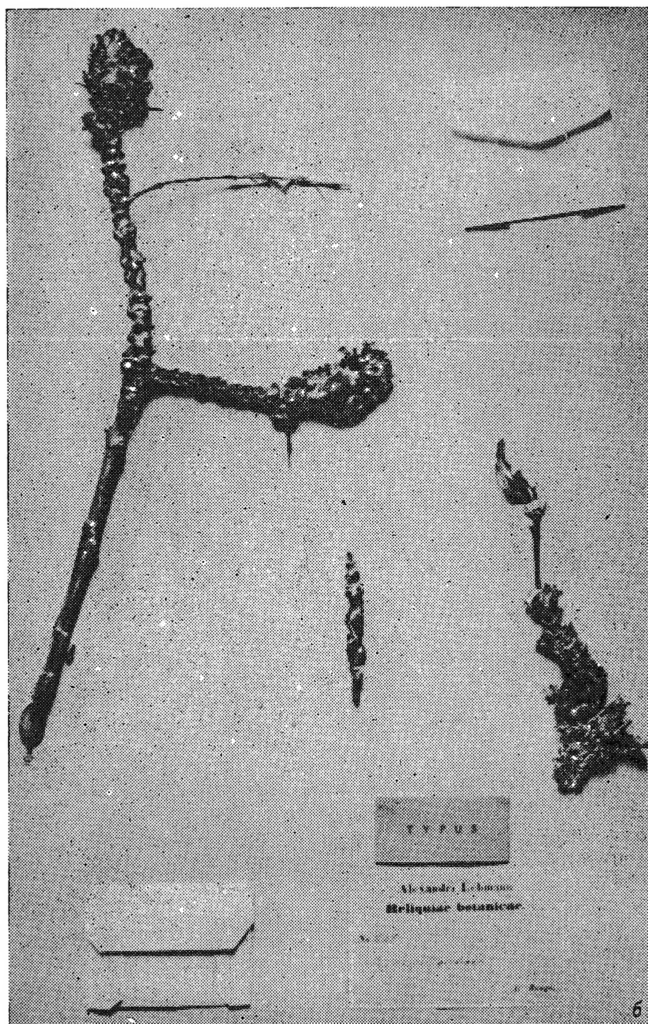


Рис. 1. (*Продолжение*).

Возникает, естественно, вопрос: Если тип *F. sogdiana* отсутствует в Ленинграде, то тогда где же он? Попробуем проследить судьбу гербария Лемана.

В июне 1842 г. Леман возвратился из так называемой бухарской экспедиции в Оренбург. Здесь он привел в порядок свои коллекции и дневники и 24 VII поехал дальше, но вскоре заболел. Не останавливаясь, он продолжал ехать до Симбирска, где и умер после тяжелой и продолжительной болезни 12 IX 1842 на 28 году жизни. Свою ботаническую коллекцию он завещал Бунге, дневники были переданы в Академию наук и обработаны G. Helmersen (1852) и К. Бэром. И. П. Бородин (1908) пишет: «Многочисленные растения Бунге имеются в русском гербарии Императорского ботанического Сада, но свой гербарий Бунге продал Коссону, и он находится в гербарии Cosson в Париже». По данным «Index Herbariorum» (1972, 1974), гербарий Коссона хранится в Париже и в Женеве.

В 1979 г. нами были запрошены, а в 1980 г. получены гербарные материалы из Парижа и Женевы. Оказалось, что и в Музее естественной истории, и в Гербарии Женевы находятся «братья-близнецы» нашего ленинградского типа. У них точно такие же этикетки с автографом Бунге, они

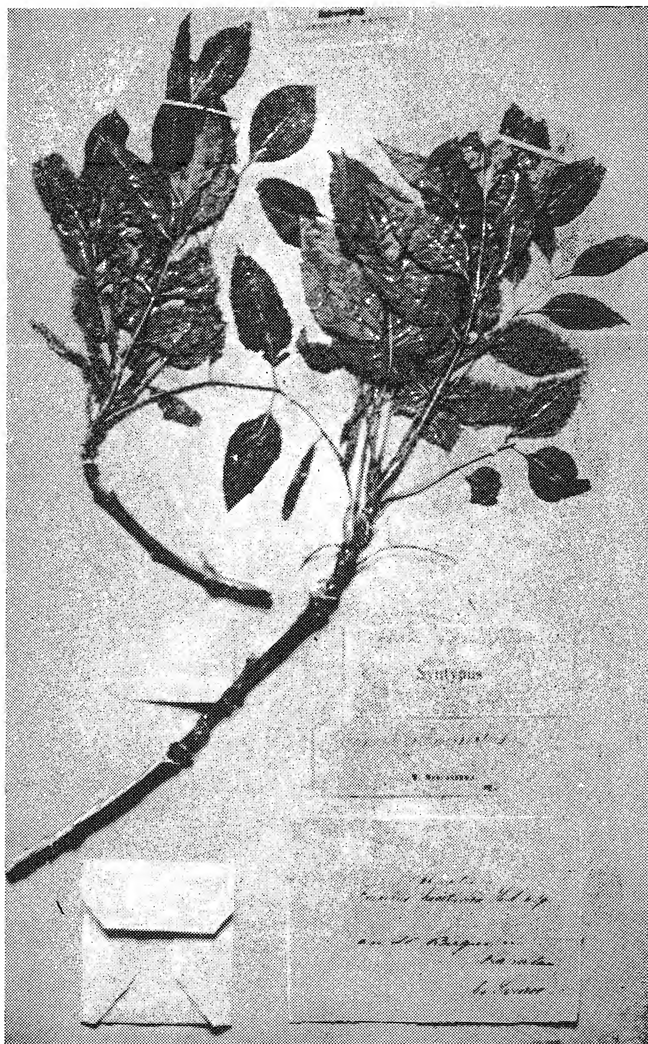


Рис. 2. Тип *Fraxinus potamophila* Herd. (LE).

также не имеют ничего общего с авторским диагнозом, но зато очень похожи на *F. syriaca*. Не удивительно поэтому, что на протяжении многих десятилетий как в СССР, так и за рубежом не прекращались споры по поводу видового состава среднеазиатских ясеней, а систематики соответственно делились на два лагеря: одни (Васильев), полагаясь на первое описание и не доверяя типу, относили *F. potamophila* в синонимы *F. sogdiana*, другие (Абдурахманов, Шеллер), больше доверяя гербарным образцам с определениями самого Бунге и игнорируя его же диагноз, считали *F. sogdiana* синонимом *F. syriaca*. Виновником всей этой путаницы, по нашему мнению, прежде всего является Бунге, который наряду с истинным типом *F. sogdiana* цитирует образцы *F. syriaca* из окрестностей Бухары (вероятно, культурного происхождения), неправильно определенные им как *F. sogdiana*. В то время как многочисленные ложные типы были хорошо всем известны, истинный тип до 1952 г. хранился в гербарии Музея естественной истории в Париже никем не замеченный. Только в 1952 г. он был выделен Fukarek, о чем свидетельствует этикетка: «*Fraxinus sogdiana* Bunge. (Original!). Determinavit: Fukarek 4 VIII 1962». (рис. 5).

Что же представляет собой этот «пропавший» почти на целое столетие тип *F. sogdiana*, и не ошибаемся ли мы снова? Сравнивая гербарный



Рис. 3. Тип *Fraxinus syriaca* Boiss. (G).

образец (рис. 5) с авторским диагнозом, мы убеждаемся, что в данном случае морфология образца соответствует его словесному портрету. В нижнем левом углу гербарного листа имеется этикетка, написанная рукой Лемана (рис. 6), следующего содержания: «*Fraxinus* an *oxyphylla*? L.? Arbores magnae, sed nonullae in declivibus saxosis á rivuli Fon inter arcis Warseminar et Fon-Sarwadi [mediocres?]. 10 Sept. 41». Она почти дословно цитируется в первом описании Бунге: «Einige grosse Bäume an den felsigen Abhängen an der Mündung des Flusses Fon, zwischen den Festungen Warsa-nimer (?) und Fon Saswadi (vel Sarwadi?!) 10 Sept. 1840». Вопросительные и восклицательные знаки указывают на то, что Бунге не везде смог разобрать почерк Лемана, с дневниками же коллектора, опубликованными Гельмерсеном в 1852 г., он, вероятно, не был знаком, а в них можно найти подробное описание маршрута Лемана именно в интересующий нас период, т. е. осенью 1841 г. Кроме того, Бунге допустил ошибку, написав, что данный образец был собран 10 IX 1840. Во-первых, это противоречит этикетке Лемана, в которой указывается 10 IX 1841, а во-вторых, осенью 1840 г. Леман работал на южном Урале и только на следующий год отправился в свое знаменитое путешествие из Оренбурга в Бухару, через Самарканд к верховьям Зеравшана, и затем весной 1842 г. — обратно в Оренбург. Что же касается 10 IX 1841, то в своем дневнике в этот день Леман отмечает: «. . . bei Fon-Sarwadi . . . Von



Рис. 4. Схематическая карта района экспедиции А. Лемана 1841—1842 гг., по Helmersen (1852).

Штриховкой обозначены районы, в которых Леман собирал ясени: первый — бассейн р. Фан между крепостями Варземинар и Фон-Зарвади, 10 IX 1841 — найден истинный тип *Fraxinus sogdiana* (P); второй — окрестности г. Бухары, март 1842 г. — образцы *Fraxinus syriaca*, неправильно определенные Бунге как *F. sogdiana* (ложные типы — см. рис. 1, *а*, *б*).

wildwachsenden Bäumen zeigte sich heute ausser *Juniperus excelca* nur eine Art Esche an den Ufergehängen . . .».

Таким образом, на основании приведенных фактов можно утверждать, что истинный типовой экземпляр *F. sogdiana* наконец обнаружен, он хранится в гербарии Музея естественной истории в Париже под инвентарным индексом PRET № 21-80 (рис. 5). Вопрос о видовом составе среднеазиатских ясеней из секции *Bumelioides* можно теперь решать вполне объективно.

Род *Fraxinus* L. во флоре Средней Азии и Казахстана

Род ясень — *Fraxinus* L. 1753, Sp. Pl.: 1057; idem, 1754, Gen. Pl., ed. 5 : 477

Цветки в конечных или боковых метельчатых соцветиях полигамные, однополые. Растения двудомные или однодомные. Чашечка четырехзубчатая, неправильно рассеченная или отсутствует; лепестков 2—6 или отсутствуют; тычинок 2, реже больше, при основании сросшихся с околоцветником; завязь двугнездная, в каждом гнезде по две висячие семяпочки; столбик увенчан двураздельным рыльцем. Плод — одногнездная крылатка. Деревья или высокие кустарники.

Т и п: *F. excelsior* L.

Около 70 видов, распространенных в умеренной, реже субтропической и тропической зонах северного полушария. Во флоре СССР насчитывается около 12 видов.

1. Соцветия верхушечные . . . . 3. *F. raibocarpa*.
+Соцветия боковые, выходящие из пазух прошлогодних листьев . . . 2.
2. 1—3 пары сидячих или почти сидячих листочков . . 1. *F. syriaca*.
+ 3—5 пар листочков на черешочках длиной 4—15 мм. . . . . 2. *F. sogdiana*.

Подрод 1. *Fraxinus*

Соцветия всегда боковые, выходящие из пазух прошлогодних листьев.

Т и п: тип рода.

С е к ц и я 1. *Fraxinus*.

Цветки без чашечки и венчика, раздельнополые или обоеполые, мужские цветки с двумя тычинками. Цветут до распускания листьев.

Т и п: тип рода и подрода.

1. *F. syriaca* Boiss. 1849, Diagn. Pl. Or., ser. 1, 11 : 77; В. Васил. 1952, Фл. СССР, 18 : 498; Блин. 1954, Фл. Туркм. 6 : 37; Е. В. Никит. 1959,



Рис. 5. Тип *Fraxinus sogdiana* Bunge (P).

Фл. Кирг. ССР, 8 : 179, p. p. (quoad pl. cult.); Дроб. 1961, Фл. Узбек. 5 : 89—90, p. p. (excl. pl. spontanea); Семиотр. 1964, Фл. Казахст. 7 : 92, p. p. (excl. pl. spontanea) — ясень сирийский.

Тип: Сирия («in rivum circa Aleppum»), хранится в Женеве (G).

Пойменные леса и склоны гор. — Средняя Азия: Горная Туркмения (Копетдаг, западный и центральный).

Общее распространение: Юго-восточная Турция и Сирия, Ирак, Афганистан и Западный Пакистан (табл. 2).

2. *F. sogdiana* Bunge, 1852, Beitr. Kenntn. Fl. Russl. Stepp. Centr.-As. : 214 (seors. impr.); idem, 1854, Mém. Prés. Acad. Sci. Pétersb. Div. Sav. 7 : 390; В. Васил. 1952, Фл. СССР, 18 : 502; Е. В. Никит., 1959, Фл. Кирг. ССР, 8 : 179—180; Семиотр. 1964, Фл. Казахст. 7 : 92. — *F. potamophila* Herd. 1868, Bull. Soc. Nat. Moscou, 41, 1, 1 : 65; Дроб. 1961, Фл. Узбек. 5 : 90. — *F. syriaca* auct. non Boiss.: Дроб. 1961, Фл. Узбек. 5 : 89—90, p. p. (excl. pl. spontanea); Семиотр. 1964, Фл. Казахст. 7 : 92, p. p. (excl. pl. spontanea) — ясень согдийский.

Тип: Средняя Азия («an den felsigen Abhängen an der Mündung des Flusses Fon»), хранится в Париже (P) (табл. 2).

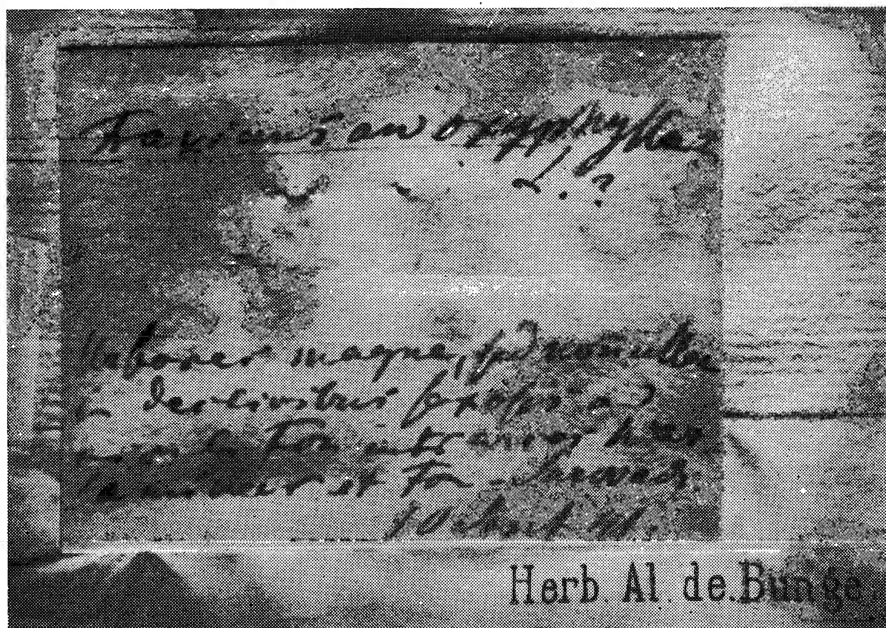


Рис. 6. Автограф А. Лемана (приводится впервые).

Пойменные леса и склоны гор — Средняя Азия, Казахстан (южный склон Джунгарского Алатау, низкогорья бассейна р. Или, хребты Киргизский Алатау, Сырдарьинский Каратау, Таласский Алатау, Пскемский, Чаткальский, Кураминский, Нуратау, бассейн р. Зеравшан, Гиссарский хребет, Вахшский хребет, хребет Хозрашио, хребет Петра Первого).

ТАБЛИЦА 2

Некоторые морфологические признаки *Fraxinus sogdiana* и *F. syriaca*

Признак	*F. sogdiana*	*F. syriaca*
Жизненная форма	Дерево до 25 м выс.	Кустарник или небольшое дерево до 10 м выс.
Междоузлия	В большинстве случаев нормальной длины, редко в верхней части побега укороченные	Сильно укороченные
Почки	На вегетативных побегах по 2 супротивных, на репродуктивных по 3 в мутовке	Редко по 2, в основном по 3 в мутовке
Верхушечные почки	Коричневые, 5—6 мм дл.	Коричневые, 3—4 мм дл.
Длина листа с черешком	10—25 см	6—12 см
Листочки	3—5 пар, округлые, овальные, широколанцетные, коротко заостренные, на черешочках 4—15 мм дл.	1—3 пары, ланцетные, широколанцетные, длинно заостренные, сидячие или почти сидячие
Семянки	Удлиненные, узкопродолговато-ланцетные, на верхушке большей частью притупленные с небольшой выемкой, края крыла всегда прямые (а не выпуклые); семя по длине меньше $^1/_3$ семянки, неясно отграниченное	Широкоэллиптические или широколанцетные, часто остроконечные; семя крупное, весьма рельефно выдающееся внизу плода, занимает более $^1/_3$ общей длины семянки

Подрод 2. *Ornus* (Boehm.) Peterm. 1848, Deutschl. Fl.: 373, cum auct. epith. Pers. — *Ornus* Boehm. 1760, in Ludwig, Def. gen. Pl., ed. Boehm.: 476 — *Fraxinus* L. subgen. *Ornus* (DC.) V. Vassil. 1952, Фл. СССР, 18 : 487

Соцветия конечные или пазушные, в последнем случае выходящие из пазух листьев текущего года.

Тип: *F. ornus* L.

Секция 2. *Ornus*.

Соцветия верхушечные. Цветут после распускания листьев. Чашечка маленькая, колокольчатая, четырехраздельная; лепестков 4, реже 2, много длиннее чашечки.

Тип: тип подрода.

3. *F. raibocarpa* Regel, 1884, Тр. Петерб. бот. сада, 8, 3 : 685; В. Васил. 1932, Фл. СССР, 18 : 489; Дроб. 1961, Фл. Узбек. 5 : 88. — ясень изогнутоплодный.

Тип: Средняя Азия («in valle fluvii Sarawschan, Passrut, 6000′ alt.») хранится в Ленинграде (LE).

По долинам рек, в тугаях, группами, редко, 1600—1700 м над ур. м. — Средняя Азия, Памиро-Алай: хребты Зеравшанский (только бассейн р. Пасрут), Гиссарский: от Яккабага и Кугитанга до Варзоба, Бабатаг, Вахшский, Кугитек, Хозратишо, Дарвазский.[1]

ЛИТЕРАТУРА

Абдурахманов А. А. (1959). К систематике рода *Fraxinus* L. ДАН УзССР, 7. — Абдурахманов А. А. (1961). Еще раз о систематике среднеазиатских ясеней. Узб. биол. ж., 3. — Блиновский К. В. (1954). Род Ясень — *Fraxinus* L. В кн.: Флора Туркмении, 6. Ашхабад, Изд. АН ТССР. — Бородин И. П. (1908). Коллекторы и коллекции по флоре Сибири. СПб. — Васильев В. Н. (1952). Род Ясень — *Fraxinus* L. В кн.: Флора СССР, 18. М.; Л., Изд. АН СССР. — Васильев В. Н. (1960). *Рец.* А. А. Абдурахманов. К систематике рода *Fraxinus* L. ДАН УзССР, 7, 1959. Бот. ж., 45, 7. — Григорьев Ю. С. (1953). Определитель растений окрестностей Сталинабада. М.; Л., Изд. АН СССР. — Дробов В. П. (1961). Род Ясень — *Fraxinus* L. В кн.: Флора Узбекистана, 5. Ташкент. Изд. АН УзССР. — Камелин Р. В. (1973). Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., Наука. — Липский В. И. (1902). Флора Средней Азии, т. е. русского Туркестана и ханств Бухары и Хивы, 1—3. СПб. — Липшиц С. Ю., Васильченко И. Т. (1968). Центральный гербарий СССР. Исторический очерк. Л., Наука. — Мальцева И. И. (1972). Род Ясень — *Fraxinus* L. В кн.: Иллюстрированный определитель растений Казахстана, 2. Алма-Ата, Наука. — Никитин В. В. (1965). Иллюстрированный определитель растений окрестностей Ашхабада. М.; Л., Наука. — Никитина Е. В. (1959). Род Ясень — *Fraxinus* L. В кн.: Флора Киргизской ССР, 8. Фрунзе, Изд. АН КиргССР. — Семиотрочева Н. Л. (1964). Род Ясень — *Fraxinus* L. В кн.: Флора Казахстана, 7. Алма-Ата, Изд. АН КазССР. — Федченко Б. А. (1915). Растительность Туркестана. Пг. — Черепанов С. К. (1973). Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). Л., Наука. — Boissier E. (1849). Diagnoses plantarum orientalium novarum, ser. 1, 11. — Boissier E. (1879). Flora orientalis, 4. Genevae et Basileae. — Bunge A. (1847). Alexandri Lehmanni reliquiae botanicae, sive Enumeratio plantarum in itinere per deserta Asiae mediae ab A. Lehmann annis 1839 ad 1842 collectarum. Arbeit. Naturf. Ver. Riga, 1, 2. — Bunge A. (1854). Beitrag zur Kenntniss der Flor Russlands und der Steppen Central-Asiens. Mém. Prés. Acad. Sci. Pétersb. Div. Sav., 7 (separat: 1852). — Burdet M. Hervé. (1979). Auxilium ad botanicorum graphicem. Cons. et Jard. bot. Genéve. — Helmersen v. G. (1852). Alexander Lehmann's Reise nach Buchara und Samarkand in den Jahren 1841 und 1842. St. Petersberg. — Index Herbariorum. (1974). 1. The herbaria of the world. Ed. 6. — Index Herbariorum. (1954—1972). 2. Collectors. — Lingelsheim A. (1920). *Oleaceae—Oleoideae—Fraxineae.* In: A. Engler, Das Pflanzenreich, 72 (IV. 243). Leipzig. — Murray E. (1968). *Oleaceae.* In: K. H. Rechinger. Flora Iranica, 52. — Regel E., Herder F. (1868). Enumeratio plantarum in regionis

[1] Данные по географии *F. syriaca*, *F. sogdiana* и *F. raibocarpa* предоставил Р. В. Камелин.

cis- et transiliensibus a cl. Semenovio anno 1857 collectarum. Bull. Soc. Nat. Moscou, 41, 1. — S c h e l l e r H. (1977). Kritische Studien über die kultivierten *Fraxinus*—Arten. Mitt. Deutsch. Dendr. Ges., 69.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 VIII 1980.

SUMMARY

The reasons for different treatment of the species of the genus *Fraxinus* L. in the flora of the Middle Asia and Kazakhstan are determined. The systematic treatment of the genus *Fraxinus* is given. The A. Lehmann's autograph and the photographs of *Fraxinus syriaca* Boiss. (G) and *F. sogdiana* Bunge (P) types are given for the first time.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.1 : 582.982

И. М. Кислюк

ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА И ДВИЖЕНИЯ ПРОТОПЛАЗМЫ В ЛИСТЬЯХ ОГУРЦА И ДЫНИ

I. M. KISLYUK. THERMOSTABILITY OF PHOTOSYNTHESIS AND PROTOPLASMIC STREAMING IN THE LEAVES OF CUCUMBER AND MELON

Теплоустойчивость движения протоплазмы в эпидермальных клетках листьев дыни в среднем на 2.9° выше, чем в клетках огурца, являющегося менее теплолюбивым видом. Теплоустойчивость движения протоплазмы не меняется при изменении условий выращивания растений. В то же время теплоустойчивость фотосинтеза листьев одинакова у огурца и дыни при выращивании их в оранжерее в Ленинграде. Выращивание растений в жарком климате Туркмении приводит к увеличению теплоустойчивости фотосинтеза у дыни в большей степени, чем у огурца, в результате чего возникает разница в теплоустойчивости фотосинтеза растений двух видов.

Устойчивость клеток растений и животных к действию высокой температуры, как правило, коррелирует со степенью теплолюбивости вида. Это обнаруживается при сравнении теплоустойчивости одних и тех же функций у представителей близких видов, живущих в различающихся по температуре условиях (Александров, 1975). У видов растений, живущих при относительно более высокой температуре, наблюдается бо́льшая устойчивость всех изученных функций — фотосинтеза, дыхания, движения протоплазмы, полупроницаемости протоплазматической мембраны, а также многих ферментов.

Остается открытым вопрос: в какой степени теплоустойчивость разных функций зависит от условий произрастания у разных растений в пределах одного вида? Зависят ли от этих условий межвидовые различия в теплоустойчивости или же они предопределены генетически?

Для ответа на эти вопросы была исследована теплоустойчивость двух функций у растений огурца и дыни, выращенных в контрастных условиях — в прохладной оранжерее в Ленинграде и в поле в Туркмении.

Огурец и дыня интересны для цитоэкологического исследования, так как они близки в систематическом отношении и весьма значительно различаются по степени теплолюбивости. Признавая, что среди представителей рода *Cucumis* наиболее близким дыне видом является огурец *C. sativus* L., К. И. Пангало (1950) настаивал на выделении дыни в самостоятельный род *Melo* Adans. с разделением его на 15 видов. Пангало указывал на полную нескрещиваемость огурца и дыни, на разные основные числа хромосом, различия в форме завязи и листьев, в цвете венчика, длине плети и химическом составе плодов. Кроме того, полиморфизм дынь, по мнению Пангало, слишком велик для одного вида. Однако П. М. Жуковский (1964) относил все разнообразие культурных и сорно-полевых дынь к одному виду *Cucumis melo* L. Обнаруживаемое в настоящее время несовпадение первичных ареалов огурца и дыни в дикорастущем состоянии он объяснял тем, что оба растения в истинно диком состоянии неизвестны.

Родиной *C. sativus* является Северная Индия (Гималаи), где обнаружены примитивные формы этого вида. *C. melo* происходит из тропической

Африки или тропической Азии. Родина высококультурных дынь — Передняя Азия (Жуковский, 1964).

Являясь весьма теплолюбивым растением, огурец продвигается на север в открытом грунте примерно до 60° с. ш. Северной границей полевой культуры дыни в нашей стране является приблизительно 52° с. ш. (Харузин, 1928). Семена обоих видов начинают прорастать при 12—15° С, однако на следующих стадиях развития они нуждаются в более высокой температуре, причем растения дыни, особенно после начала цветения, более требовательны к теплу, чем растения огурца (Пангало, 1928; Харузин, 1928).

Материал и методика

Огурец сорта Маргеланский местный и дыню сорта Вахарман выращивали в Ленинграде в теплице в течение марта—мая и сентября—октября при естественном освещении и с дополнительным освещением лампами дневного света БС-80. Температура воздуха колебалась от 15 (ночью) до 26° (днем). В отдельных опытах использовали также растения огурца сорта Вязниковские, выращенные в Ленинграде в открытом грунте.

В Туркмении, в окрестностях Ашхабада, дыня сорта Вахарман была высажена в поле в мае, а огурец сорта Маргеланский местный — в июле. Растения регулярно поливали. Исследование теплоустойчивости проводили в сентябре 1978 г. Температура воздуха в Ашхабаде колебалась в течение июля—сентября: средняя — от 30.7 до 25.5, максимальная — от 38.1 до 34.3, минимальная — от 23 до 17.4°.

Потенциальную интенсивность истинного фотосинтеза определяли на срезанных листьях радиометрическим методом в токе воздуха с 1% содержанием $C^{14}O_2$ и удельной активностью 0.5 мКюри/л (Вознесенский и др., 1965). Экспозиция в атмосфере $C^{14}O_2$ равнялась 10 мин, интенсивность света, создаваемого лампой ЗН-8 за водным экраном, — 30 тыс. лк, температура воздуха — 23° С. Определяли интенсивность фотосинтеза свежесрезанных листьев и листьев, прогретых в течение 10 мин в воде заданной температуры.

Теплоустойчивость движения протоплазмы в эпидермальных клетках определяли, просматривая под микроскопом инфильтрированные кусочки листьев, предварительно прогретые в воде при заданной температуре. Теплоустойчивость характеризовали максимальной температурой 5-минутного прогрева листьев, после которого движение еще наблюдалось хотя бы в одной клетке.

Результаты исследования

Растения огурца и дыни, выращенные в оранжерее в Ленинграде, весьма отличались от растений, растущих в полевых условиях в Туркмении. Оранжерейные растения имели более тонкие, мелкие и менее опушенные листья, более короткие, почти не ветвящиеся стебли. Однако теплоустойчивость движения протоплазмы в эпидермальных клетках листьев была одинаковой у растений одного вида, выращенных в Ленинграде и Туркмении (см. таблицу). Как следует из таблицы, теплоустойчивость движения протоплазмы в клетках листьев дыни значительно выше, чем в клетках листьев огурца. У огурца теплоустойчивость клеток закончивших рост семядолей и первых настоящих листьев в среднем на 0.6° ниже, чем теплоустойчивость клеток листьев следующих ярусов. Клетки листьев вегетативных, цветущих и плодоносящих побегов имеют одинаковую устойчивость движения протоплазмы. Такую же теплоустойчивость этой функции имели клетки листьев огурца сорта Вязниковские, росшего в Ленинграде в открытом грунте. У дыни одинаковую теплоустойчивость имеют эпидермальные клетки семядолей и листьев всех ярусов растений, находящихся на разных фазах развития — от проростков до цветения и плодоношения.

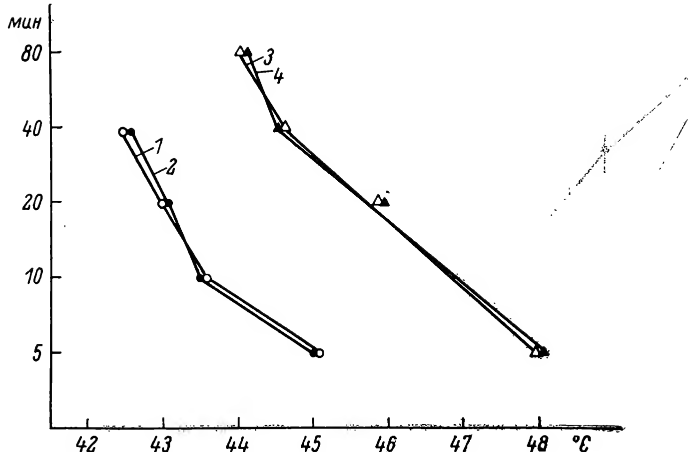


Рис. 1. Теплоустойчивость движения протоплазмы в эпидермальных клетках листьев огурца и дыни.

1 — растения огурца, выращенные в оранжерее в Ленинграде; *2* — растения огурца, выращенные в поле в Туркмении; *3* — растения дыни, выращенные в оранжерее в Ленинграде; *4* — растения дыни, выращенные в поле в Туркмении. *По оси абсцисс* — температура нагрева; *по оси ординат* — продолжительность нагрева, останавливающего движение протоплазмы (логарифмическая шкала).

Клетки листьев дыни более устойчивы по признаку движения протоплазмы, чем клетки огурца, не только к 5-минутным, но и к более продолжительным нагревам (рис. 1). Данные, представленные на рис. 1, так же как данные таблицы, показывают, что теплоустойчивость движения протоплазмы является величиной, характерной для каждого вида и не зависящей от возраста, фазы развития и условий выращивания растений. Использованные для этих опытов растения, выращенные в оранжерее в Ленинграде, были в возрасте 1.5 месяцев, имели в среднем по 14 листьев. Растения огурца цвели, дыни не цвели. Растения огурца, исследованные в Туркмении, были в возрасте 1.5—2, растения дыни — 3 месяцев. Оба вида цвели и плодоносили. Однако теплоустойчивость движения протоплазмы в клетках листьев растений одного вида была одинаковой. Отсюда следует, что разница между видами в теплоустойчивости этой функции также не зависит от условий выращивания растений.

Иные результаты были получены при исследовании теплоустойчивости фотосинтеза. Листья растений огурца и дыни, выращенных в Ленинграде, имеют одинаковую теплоустойчивость фотосинтеза (рис. 2, *1*, *3*). Такие результаты были получены при определении последействия нагрева на

Устойчивость к 5-минутному нагреву движения протоплазмы в клетках закончивших рост семядолей и листьев огурца [1] и дыни

Фаза развития, орган	Место выращивания	Температура нагрева (°C), останавливающего движение в клетках	
		огурца	дыни
Проростки, семядоли	Ленинград, оранжерея	44.4±0.2	47.8±0.1
	Ленинград, открытый грунт	44.5±0.2	
Растения с 2—3 настоящими листьями, первый лист	То же	44.6±0.3	
	Ленинград, оранжерея	44.5±0.2	47.6±0.2
	Туркмения, поле	44.6±0.2	
Начало цветения, 3—5-е листья	Ленинград, оранжерея	45.2±0.1	47.9±0.2
Цветение и плодоношение, листья средних ярусов	Туркмения, поле	45.2±0.2	47.8±0.2

[1] В открытом грунте в Ленинграде выращивали сорт Вязниковские, в остальных вариантах — сорт Маргеланский местный.

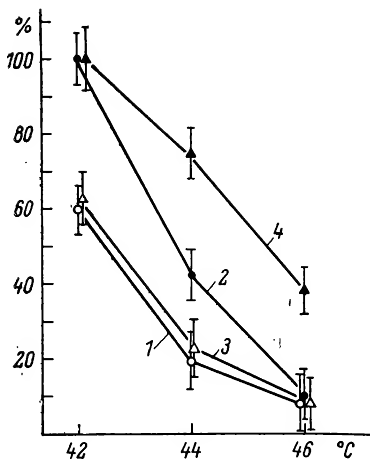


Рис. 2. Теплоустойчивость фотосинтеза листьев огурца и дыни.

По оси абсцисс — температура 10-минутного нагрева листьев, *по оси ординат* — потенциальная интенсивность фотосинтеза в процентах от контроля. *1—4* — то же, что на рис. 1.

Вертикальными линиями обозначены 95%-е доверительные интервалы.

фотосинтез семядолей проростков, листьев не цветущих растений и листьев верхних ярусов цветущих и плодоносящих растений. В Туркмении была измерена теплоустойчивость фотосинтеза листьев верхних ярусов плодоносящих растений. Оказалось, что она значительно выше, чем у растений из Ленинграда. При этом теплоустойчивость фотосинтеза у растений дыни в Туркмении по сравнению с растениями из Ленинграда поднимается больше, чем у огурца, и между видами появляется разница по этому признаку (рис. 2, *2*, *4*). Отметим, что интенсивность фотосинтеза, измеренная при 1% содержании CO_2, 25° и 30 тыс. лк, у растений обоих видов, выращенных в Ленинграде и в Туркмении, не различается и колеблется от 70 до 90 мг CO_2/г сух. веса·ч.

Обсуждение результатов

Полученные результаты подтверждают постоянство первичной теплоустойчивости движения протоплазмы в клетках листьев растений одного вида. Ранее (Александров, 1975) было показано, что теплоустойчивость этой функции в листьях, закончивших рост, меняется только под воздействием экстремальных температур (тепловая и холодовая закалки) или засухи. Одинаковый уровень теплоустойчивости движения протоплазмы был обнаружен при исследовании растений одного вида в северных и южных точках ареала, растений, пересаженных за границы их естественного распространения или выращиваемых в эксперименте при разной температуре. Эти данные позволили прийти к выводу о константности и видоспецифичности этого признака. Независимость (или слабая зависимость) уровня теплоустойчивости движения протоплазмы от возраста и фазы развития растения также была показана для многих видов. Существенная разница в теплоустойчивости движения протоплазмы в клетках листьев огурца и дыни отражает различие в степени теплолюбивости этих видов и подтверждает закономерность, существующую среди многих растений.

В отличие от теплоустойчивости движения протоплазмы теплоустойчивость фотосинтеза листьев огурца и дыни не является постоянной величиной. Она значительно выше у растений, выращенных в Туркмении. Условия, при которых выращивались растения в наших опытах в Ленинграде и под Ашхабадом, различались по ряду параметров: освещенности, фотопериоду, влажности воздуха, составу почвы. Однако основным фактором, определившим уровень теплоустойчивости фотосинтеза, явилась, по-видимому, температура воздуха, которая в Туркмении была значительно выше.

Известно, что температурная зависимость фотосинтеза определяется как географическим распространением и экологией вида, так и температурой, при которой были выращены растения (Bauer et al., 1975; Вознесенский, 1977, и др.). Представители таксонов из более теплых местообитаний, а также растения одного таксона, выращенные при более высокой температуре, имеют, как правило, более высокую температуру оптимума и верхнюю температурную границу видимого фотосинтеза. Это особенно убедительно показано в опытах, в которых растения разных видов или

экологических рас и популяций одного вида выращивались одновременно при разных температурных режимах (Mooney, Billings, 1961; Björkman, 1975; Slatyer, 1977; Mächler, Nösberger, 1977, и др.). В этих исследованиях внутри- и межвидовые различия, связанные с разными условиями местообитания, проявлялись независимо от температуры выращивания.

Теплоустойчивость фотосинтетического аппарата — один из факторов, определяющих положение кардинальных точек температурной зависимости фотосинтеза. О большей теплоустойчивости фотосинтетического аппарата растений более теплолюбивых видов говорят данные Фельдман и Каменцевой (1971), которые сравнили устойчивость фотосинтеза у двух видов *Leucojum*, и данные Smillie и Nott (1979), исследовавших влияние температуры на флуоресценцию хлоропластов в листьях 30 видов из альпийской, умеренной и тропической зон.

Разная теплоустойчивость процесса фотосинтеза была обнаружена также у растений одного вида, росших при разных температурах воздуха (Pearcy et al., 1977; Кислюк, Горбань, 1980).

Сравнение теплоустойчивости фотосинтеза растений огурца и дыни говорит о том, что степень увеличения теплоустойчивости при повышении окружающей температуры может зависеть от большей или меньшей теплолюбивости вида. Бóльшая теплолюбивость дыни проявляется в том, что у нее значительно сильнее, чем у огурца, поднимается теплоустойчивость фотосинтеза в жарком климате. По-видимому, степень подвижности теплоустойчивости фотосинтеза обусловлена генетически.

Считаю своим приятным долгом поблагодарить заведующего лабораторией цитологии растений Института ботаники АН ТССР А. Я. Язкулыева за помощь при проведении работы в Туркмении.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. (1975). Клетки, макромолекулы и температура. Л., Наука. — Вознесенский В. Л. (1977). Фотосинтез пустынных растений. Л., Наука. — Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А. (1965). Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.; Л., Наука. — Жуковский П. М. (1964). Культурные растения и их сородичи. Л., Колос. — Кислюк И. М., Горбань И. С. (1980). Влияние температуры выращивания на температурную зависимость фотосинтеза и теплоустойчивость некоторых функций клеток листьев *Tradescantia albiflora*. Бот. ж., 65, 10. — Пангало К. И. (1928). Дыни. Л., Всесоюз. инст. прикл. бот. и новых культур. — Пангало К. И. (1950). Дыни как самостоятельный род *Melo* Adans. Бот. ж., 35, 6. — Фельдман Н. Л., Каменцева И. Е. (1971). Теплоустойчивость клеток и внутриклеточных белков весеннего и летнего белоцветников. Цитология, 13, 4. — Харузин А. Н. (1928). Огурцы, дыни, арбузы и тыквы. М., Новая Деревня. — Bauer H., Larcher W., Walker R. B. (1975). Influence of temperature stress on CO_2-gas exchenge. In: Photosynthesis and productivity in different environments. Int. Biol. Progr., 3. Cambridge Univers. Press. — Björkman O. (1975). Thermal stability of the photosynthetic apparatus in intact leaves. Carnegie Inst. Year Book, 74. — Mächler F., Nösberger J. (1977). Effect of light intensity and temperature on apparent photosynthesis of altitudinal ecotypes of *Trifolium repens* L. Oecologia (Berl.), 31, 1. — Mooney H. A., Billings W. D. (1961). Comparative physiological ecology of arctic and alpine populations of *Oxyria digyna*. Ecol. Monogr., 31, 1. — Pearcy R. W., Berry J. A., Fork D. C. (1977). Effects of growth temperature on the thermal stability of the photosynthetic apparatus of *Atriplex lentiformis* (Torr.) Wats. Plant Physiol., 59, 5. — Slatyer R. O. (1977). Altitudinal variation in the photosynthetic characteristics of snow gum, *Eucaliptus pauciflora* Sieb. ex Sreng. III. Temperature response of material grown in contrasting thermal environments. Austr. J. Plant Physiol., 4. — Smillie R. M., Nott R. (1979). Heat injury in leaves of alpine, temperate and tropical plants. Austr. J. Plant Physiol., 6, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 2 VI 1980.

УДК 581.1 : 547.562.2 : 546.27

Т. А. Крупникова, Ю. С. Смирнов

СОДЕРЖАНИЕ ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ В РАСТЕНИЯХ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СНАБЖЕНИЯ БОРОМ

T. A. KRUPNIKOVA, YU. S. SMIRNOV. THE CONTENT OF PHENOLIC COMPOUNDS IN PLANTS IN RELATION TO SUPPLY WITH BORON

Изучалось содержание полифенолов в растениях, относящихся к разным систематическим группам и отличающихся по чувствительности к дефициту бора. Показано, что борная недостаточность повышает содержание фенолов у чувствительных к борному голоданию растений (подсолнечник, горох, кукуруза) и не влияет на уровень фенольных соединений у малочувствительных к нему видов (пшеница). Приведенные данные обсуждаются в свете высказанной М. Я. Школьником (1974а) общей концепции физиологической роли бора.

Полифенолы широко распространены в растительном мире (Харборн, Симмондс, 1968). Наряду с простыми фенольными соединениями, к которым относятся фенолальдегиды, фенолоспирты, фенолкарбоновые кислоты и их сложные эфиры, а также продукты их полимеризации, в растениях присутствуют вещества сложной полифенольной природы — флавоноиды, представленные многочисленными агликонами и гликозидами.

Еще в 1947 г. H. S. Reed обнаружил накопление фенольных агрегатов в клетках бордефицитных растений. Давно известна способность бора образовывать комплексы с рядом веществ фенольной природы (Wilson, 1939; Winfield, 1945). Однако интерес к изучению фенольных соединений в связи с действием бора значительно возрос только после того, как было установлено, что функции полифенольных соединений весьма разнообразны — от участия в процессах дыхания, фотосинтеза и образования лигнина до регуляции ростовых процессов (Запрометов, 1974; Кефели, 1974). Различные функции фенольных соединений определяются не только химическими свойствами этих веществ, но и степенью их устойчивости к химическим превращениям. Химическое сродство боратного иона к полигидроксисоединениям с орто-конфигурацией исследователи привлекают для объяснения регулирующего влияния бора на уровень и соотношение моно- и полифенолов в растительной клетке.

Более подробно изучено действие борной недостаточности на фенолкарбоновые кислоты. В работах С. Аронова с сотрудниками (Perkins, Aronoff, 1956; Dear, Aronoff, 1965) было обнаружено накопление кофейной и хлорогеновой кислот в тканях, окружающих некротические участки листовой пластинки бордефицитных растений подсолнечника, томатов, редиса и латука. Было показано (Watanabe et al., 1961), что листья табака, выращенного при дефиците бора, отличаются повышенным содержанием скополина (глюкозида скополетина). В опытах с подсолнечником скополин был обнаружен только в листьях бордефицитных растений (Watanabe et al., 1964). У бордефицитных растений было найдено еще одно соединение, не встречающееся у получавших бор растений, которое идентифицировано как 5-β-D-глюкозид гентизиновой кислоты. Позднее было установлено (Троицкая и др., 1971), что в листьях бордефицитных растений подсолнечника наряду с хлорогеновой, изохлорогеновой и 3-ферулоилхинной кислотами, присутствующими также и в контрольных растениях, находятся еще два вещества фенольной природы: 5-β-D-глюкозид 2,5-диоксибензойной кислоты и глюкозид 2,3-диоксибензойной кислоты. Перечисленные сведения показывают, что дефицит бора вызывает как количественные, так и качественные изменения в содержании фенольных соединений.

Приведенные выше данные были получены в опытах с представителями двудольных растений. У менее чувствительных к недостатку бора однодольных растений под влиянием борного голодания наблюдалось сниже-

ние уровня фенолкарбоновых кислот (Школьник и др., 1972; Acerbo et al., 1973). В опытах на кукурузе было показано, что при исключении бора из питательной среды в листьях растений снижается содержание эфиров оксикоричных кислот (кофеилхинной, ферулоилхинной и n-кумароилхинной) как до проявления признаков дефицита бора, так и по мере их усиления (Школьник и др., 1972). Снижение синтеза дериватов феруловой и n-кумаровой кислот обнаружено в стеблях 4-, 5-, 6-недельных растений кукурузы с ярко выраженными признаками борного дефицита (Acerbo et al., 1973).

J. A. Rajaratnam и др. (1971) не обнаружили, однако, влияния борного голодания на содержание кофейной и хлорогеновой кислот в листьях другого представителя однодольных растений — веерной пальмы. В более поздней работе (Rajaratnam, Lowry, 1974) было показано, что в бордефицитных растениях пальмы происходит значительное накопление таких фенолкарбоновых кислот, как феруловая и ванилиновая.

У двудольных растений под влиянием борного голодания повышается содержание отдельных флавоноидов, например флавонол-3-гликозида в томатах, рутина и флавон-С-гликозидов в гречихе (Абышева, 1972; Школьник, Абышева, 1975). Разницу в содержании флавоноидов у контрольных и бордефицитных растений томатов обнаружили также O. Carpena с соавторами (1979). У злаков, по-видимому, будет наблюдаться противоположная картина, подтверждением чему могут служить данные Т. А. Крупниковой (1970), показавшей, что дефицит бора ведет к снижению общего содержания флавоноидов у кукурузы. Уменьшение количества флавоноидов было обнаружено в растениях как до появления симптомов борной недостаточности, так и при их проявлении.

Имеющиеся в литературе данные о влиянии бора на содержание фенольных соединений неоднозначны, особенно это касается отдельных групп и отдельных соединений.

Изучение влияния борной недостаточности на уровень полифенолов в растениях, относящихся к разным систематическим группам и отличающихся по чувствительности к дефициту бора, представляет несомненный интерес в связи с высказанной М. Я. Школьником (1974а) общей концепцией физиологической роли бора. В основе этой концепции лежит представление о том, что увеличение содержания фенольных соединений в тканях бордефицитных растений обусловливает страдание и в конечном счете гибель последних. Решающую роль для вывода о том, что фенолы являются теми ненормальными продуктами обмена веществ, которые ведут при борном голодании к интоксикации растений, сыграли полученные Школьником с сотрудниками данные о существовании корреляции между большей чувствительностью к борной недостаточности двудольных растений и большим накоплением в них токсических фенольных соединений по сравнению с однодольными, отличающимися меньшей чувствительностью к борному дефициту.

Обращает на себя внимание то, что при наличии данных о влиянии борной недостаточности на содержание отдельных групп полифенолов или отдельных соединений у высших растений отсутствуют какие-либо сведения о действии недостатка бора на суммарное содержание фенолов. Вместе с тем имеются сведения об изменении содержания фенольных соединений в зависимости от дефицита бора у низших растений. В клетках диатомовых водорослей при борном голодании обнаружено значительное повышение содержания фенолов (Lewin, Ching-Hoang Chen, 1976).

В задачу настоящего исследования входило изучение содержания суммарных фенолов у растений, отличающихся по чувствительности к дефициту бора, в зависимости от снабжения последним.

Материал и методика

Объектами исследования служили представители двудольных и однодольных растений, потребность в боре которых неодинакова (Школьник, 1974б). Из более чувствительных к дефициту бора двудольных растений

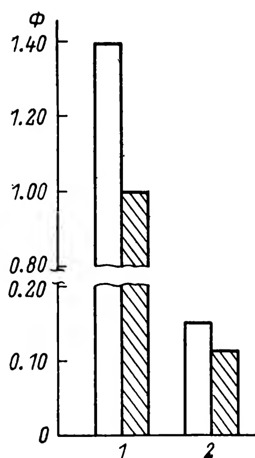


Рис. 1. Содержание фенольных соединений в растениях гороха при дефиците бора.

Здесь и на рис. 2: *Ф* — содержание фенолов (мг/г сыр. веса); *1* — листья, *2* — корни; *светлые столбики* — бордефицитные растения, *заштрихованные* — контрольные.

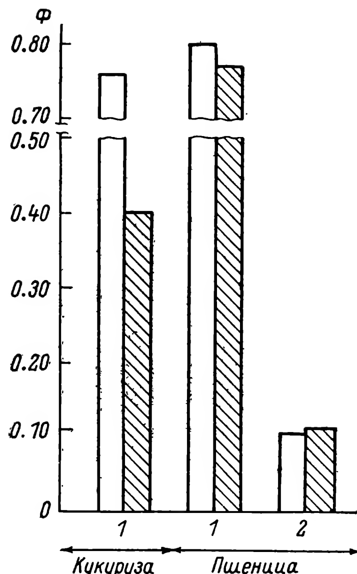


Рис. 2. Влияние дефицита бора на содержание фенольных соединений в растениях кукурузы и пшеницы.

в эксперимент были взяты подсолнечник *Helianthus annuus* L. (сорт ВНИИМК 8931), из менее чувствительных — горох *Pisum sativum* L. (сорт. Овощной). Среди однодольных исследовали кукурузу *Zea mays* L. (сорт Воронежская 76), чувствительную к борному голоданию, и пшеницу *Triticum aestivum* L. (сорт Диамант), малочувствительную к недостатку бора.

Растения выращивали в летний период в вегетационном домике на полном питательном растворе Кнопа с бором (0.5 мг/л) или при его исключении. Растительный материал фиксировали кипящим этанолом в течение 3 мин. Сумму фенольных соединений определяли колориметрическим методом с использованием реактива Фолина—Дениса (Swain, Hillis, 1959).

Результаты и обсуждение

Экспериментальные данные по изучению влияния борной недостаточности на уровень полифенольных соединений приведены в табл. 1, 2 и рис. 1, 2.

Опыты с двудольными растениями

Подсолнечник. Данные, представленные в табл. 1, свидетельствуют о том, что содержание фенольных соединений повышается в листьях растений с начальными и выраженными признаками борной недостаточности. В листьях с ярко выраженными признаками дефицита бора наблюдается тенденция к снижению уровня фенолов по сравнению с контрольными.

Эти опыты по более подробной схеме были повторены в 1977 г. С целью выяснения вопроса о причинно-следственной связи страдания растений при борном дефиците с содержанием фенольных соединений в них изучали уровень полифенолов еще до появления признаков борной недостаточности. Бор исключали через 7 дней после высадки однонедельных проростков на питательный раствор. Сумму фенольных соединений определяли в динамике развития признаков дефицита бора, а именно до появления

видимых симптомов недостатка бора, при начальных признаках, при их проявлении и при далеко зашедшей борной недостаточности.

ТАБЛИЦА 1

Общее количество фенольных соединений в листьях подсолнечника при дефиците бора (опыт 1976 г.)

Вариант опыта	Признаки борной недостаточности [1]	Содержание фенолов, мг/г сыр. веса
—B	Начальные	0.66±0.02
+B	Отсутствуют	0.43±0.01
—B	Выраженные	1.10±0.05
+B	Отсутствуют	0.60±0.03
—B	Ярко выраженные	0.53±0.02
+B	Отсутствуют	0.70±0.03

[1] Начальные признаки — незначительное отставание опытных растений в росте; выраженные — появление побурения у верхушечных листьев, угнетение роста; ярко выраженные — 100%-е побурение верхушечных листьев, резкое торможение роста растений.

Результаты определения общего количества фенольных соединений в развивающихся листьях растений показывают, что увеличение содержания фенольных соединений у бордефицитных растений обнаруживается за несколько дней до появления видимых симптомов дефицита бора и сохраняется на стадии выраженной борной недостаточности. При ярко выраженных признаках борного дефицита сумма фенольных соединений у растений, наоборот, понижается по сравнению с контролем (табл. 2).

В корнях подсолнечника наблюдается аналогичная картина, т. е. содержание фенолов в корнях бордефицитных растений с начальными и выраженными признаками борной недостаточности выше по сравнению с контролем, а в корнях растений с ярко выраженными признаками дефицита бора, наоборот, — ниже. Так, например, в корнях 16-дневных растений, находившихся в течение 2 дней на среде, лишенной бора, содержание фенолов равно 86, а в корнях контрольных растений, получавших все время бор, — всего лишь 32 мкг/г сыр. веса. У 21-дневных растений, выращиваемых в течение 7 дней на питательном растворе без бора, с ярко выраженными признаками борного дефицита, содержание фенольных соединений в корнях составляло 92, а в корнях контрольных растений — 148 мкг/г.

Сходную картину повышения уровня отдельных фенольных соединений, в частности фенолкарбоновых кислот у подсолнечника и флавонов

ТАБЛИЦА 2

Изменение содержания фенольных соединений в листьях подсолнечника в зависимости от степени проявления признаков борной недостаточности

Вариант опыта	Продолжительность выращивания растений, дни		Признаки дефицита бора	Содержание фенолов, мг/г сыр. веса
	с бором	без бора		
Опыт 1				
Опыт	7	2	Отсутствуют	1.33±0.15
Контроль	9	0	»	1.07±0.01
Опыт	7	4	Начальные	1.12±0.10
Контроль	11	0	Отсутствуют	0.68±0.07
Опыт	7	7	Ярко выраженные	1.62±0.12
Контроль	14	0	Отсутствуют	1.87±0.20
Опыт	7	11	Ярко выраженные	1.04±0.08
Контроль	18	0	Отсутствуют	1.62±0.15
Опыт 2				
Опыт	7	7	Отсутствуют	0.78±0.05
Контроль	14	0	»	0.55±0.03
Опыт	7	11	Ярко выраженные	0.94±0.06
Контроль	18	0	Отсутствуют	1.51±0.15
Опыт	7	22	Ярко выраженные	1.74±0.15
Контроль	29	0	Отсутствуют	2.42±0.22

у гречихи, по мере проявления у них признаков борной недостаточности и уменьшения содержания этих соединений при далеко зашедшей недостаточности отмечали другие исследователи (Dear, Aronoff, 1965; Абышева, 1973).

Как объяснить снижение содержания общего количества фенольных соединений в листьях и корнях растений с признаками далеко зашедшей борной недостаточности по сравнению с контролем? Как нам представляется, это происходит, во-первых, вследствие окисления фенольных соединений полифенолоксидазой, о чем свидетельствует наблюдаемое побурение тканей. Окисление фенолов ферментом происходит, возможно, благодаря их переходу из вакуоли в цитоплазму вследствие деструкции тонопласта (Платонова, Метлицкий, 1972). Во-вторых, это можно объяснить ослаблением пентозофосфатного пути окисления сахаров, что связано с общим угнетением метаболизма у опытных растений, отличающихся низкой интенсивностью дыхания. Снижение интенсивности пентозофосфатного пути дыхания было обнаружено у цинкдефицитных растений на поздней стадии цинковой недостаточности, для которой характерны резко выраженное отставание в росте и мелколистность (Парибок, Деменко, 1975).

Горох. Известно, что по степени чувствительности к борной недостаточности горох отличается от подсолнечника. У него признаки борного голодания начинают проявляться значительно позже (Школьник, 1974б), поэтому было интересно провести изучение содержания фенолов при дефиците бора у этого вида.

В опытных вариантах 10-дневные проростки гороха высаживали на питательный раствор без бора. Содержание фенолов определяли в листьях и корнях 31-дневных растений (считая со дня замачивания семян) только при видимых признаках борного голодания, выражавшихся в мелколистности, образовании розеток, а также в укорочении и утолщении главного корня и редукции боковых корней.

Результаты, представленные на рис. 1, показывают, что дефицит бора увеличивает общее количество фенольных соединений в листьях и корнях растений гороха.

Опыты с однодольными растениями

Недостаток бора неодинаково влиял на уровень полифенолов у растений кукурузы и пшеницы, относящихся к одному семейству, но резко различающихся по чувствительности к борному голоданию. Напомним, что борная недостаточность ведет к отмиранию растений кукурузы, но не оказывает влияния на рост вегетативной массы у пшеницы.

Кукуруза. Дефицит бора вызывал, как видно из представленных на рис. 2 данных, увеличение суммы фенольных соединений в листьях 28-дневных растений, высаженных на питательный раствор, лишенный бора, в возрасте 7 дней. Растения анализировали при начальных признаках дефицита бора (появление линейного хлороза у отдельных растений).

Пшеница. Опытные растения выращивали на среде без бора. Вегетативные органы слабо реагировали на отсутствие бора в питательной среде — 29-дневные растения контрольного и опытного вариантов (в фазе начала трубкования) визуально мало отличались друг от друга. Появление выемок по краям листовой пластинки у опытных растений, обнаруженное Е. А. Троицкой и Т. Б. Батыгиной (1970), нами во время взятия проб не было отмечено.

Результаты определения общего количества фенольных соединений в листьях и корнях пшеницы, представленные на рис. 2, свидетельствуют об отсутствии существенных различий в их содержании у бордефицитных и контрольных растений.

Как видно из приведенных экспериментальных данных, ответная реакция растений на дефицит бора, заключающаяся в количественном изменении суммы полифенольных соединений, неодинакова у видов, отличаю-

щихся по чувствительности к борному голоданию. У растений подсолнечника, гороха и кукурузы, чувствительных к недостатку бора, наблюдается повышение уровня фенольных соединений при исключении бора из питательной среды. У контрольных и опытных растений пшеницы, способной расти длительное время вплоть до образования репродуктивных органов на среде, лишенной бора, различия в содержании общего количества фенольных соединений не наблюдаются.

В чем причина увеличения содержания фенолов у чувствительных к борной недостаточности растений и отсутствия накопления их в растениях с низкой потребностью в боре, выращиваемых на среде без бора? Согласно литературным данным (Lee, Aronoff, 1967; Walker, 1973; Школьник, Ильинская, 1975), повышение уровня полифенолов у двудольных растений при борном голодании является результатом усиления пентозофосфатного пути окисления сахаров. Об усилении пентозофосфатного шунта судили по повышению активности двух ведущих ферментов пентозофосфатного пути — 6-фосфоглюконатдегидрогеназы (Lee, Aronoff, 1967) и глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (Школьник, Ильинская, 1975). У пшеницы, для которой характерно отсутствие торможения роста при борном голодании, усиление пентозофосфатного пути не отмечалось (Школьник, Ильинская, 1975).

Увеличение суммы фенольных соединений у бордефицитных двудольных растений происходит, согласно полученным нами данным, еще до появления у них видимых признаков борного дефицита, что может свидетельствовать о первичности нарушений в обмене веществ фенольной природы по отношению к торможению ростовых процессов, появлению морфологических признаков борной недостаточности и гибели растений. Эти данные могут служить подтверждением гипотезы М. Я. Школьника (1974а, б) о роли бора в фенольном обмене.

ЛИТЕРАТУРА

Абышева Л. Н. (1972). Содержание гликофлавонов и рутина в листьях гречихи в зависимости от обеспеченности растений бором. Физиол. и биохим. культ. раст., 4, 5. — Абышева Л. Н. (1973). Содержание флавоноидных соединений в зависимости от обеспеченности растений бором. Автореф. канд. дис., Л. — Запрометов М. Н. (1974). Основы биохимии фенольных соединений. М., Высшая школа. — Кефели В. И. (1974). Природные ингибиторы роста и фитогормоны. М., Наука. — Крупникова Т. А. (1970). Изменение количественного содержания флавоноидов у кукурузы, выращенной при различном снабжении бором. В кн.: Физиологическая роль микроэлементов у растений. Л., Наука. — Парибок Т. А., Деменко С. В. (1975). Влияние недостатка цинка на активность глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы у растений. В кн.: Биологическая роль и практическое применение микроэлементов. Рига, Зинатне. — Платонова Т. А., Метлицкий Л. В. (1972). Локализация полифенолов и полифенолоксидазы в растительной клетке и их взаимодействие при физиологических заболеваниях плодов. В кн.: Иммунитет и покой. М., Наука. — Троицкая Е. А., Батыгина Т. Б. (1970). Влияние недостатка бора на формирование вегетативных и генеративных органов пшеницы. В кн.: Физиологическая роль микроэлементов у растений. Л., Наука. — Троицкая Е. А., Драник Л. И., Школьник М. Я. (1971). Фенольный состав листьев подсолнечника при недостатке бора. Физиол. раст., 18, 2. — Харборн Дж. Б., Симмондс Н. У. (1968). Распространение фенольных агликонов и гликозидов в природе. В кн.: Биохимия фенольных соединений. М., Мир. — Школьник М. Я. (1974а). Общая концепция физиологической роли бора у растений. Физиол. раст., 21, 1. — Школьник М. Я. (1974б). Микроэлементы в жизни растений. Л., Наука. — Школьник М. Я., Абышева Л. Н. (1975). Влияние борной недостаточности на содержание ингибитора роста флавонол-3-гликозида и других флавоноидов у томатов. Физиол. и биохим. культ. раст., 7, 3. — Школьник М. Я., Ильинская Н. Л. (1975). Влияние борной недостаточности на активность глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы у различающихся по степени потребности в боре растений. Физиол. раст., 22, 4. — Школьник М. Я., Крупникова Т. А., Давыдова В. Н. (1972). Влияние недостатка бора на содержание оксикоричных кислот в листьях кукурузы. Физиол. раст., 19, 6. — Acerbo S., Kastori R., Söchtig H., Harms H., Haider K. (1973). Effect of boron on synthesis and transformation of ligninprecursors in *Zea mays* L. Pflanzenphysiol., 69, 4. — Carpena O., Mataix J. J., Carpena R. O. (1979). Influence du bore aux niveaux d'aminoacides et flavonoïdes dans des plantes de tomate. Agrochi-

mica. 23, 1. — D e a r J., A r o n o f f S. (1965). Relative kinetics of chlorogenic and caffeic acids during the onset of boron deficiency in sunflower. Plant Phisiol., 40, 3. — L e e S., A r o n o f f S. (1967). Boron in plants: A biochemical role. Science, 158, 3802. — L e w i n J., C h i n g - H o a n g C h e n. (1976). Effect of boron deficiency on the chemical composition of a Marine diatom. J. Exp. Bot., 27, 100. — P e r k i n s H. J., A r o n o f f S. (1956). Identification of the bluefluorescent compounds in boron deficient plants. Arch. Biochem. Biophys., 64, 2. — R a j a r a t n a m J. A., L o w r y J. B. (1974). The role of boron in the oilpalm (*Elaeis guineensis*). Ann. Bot., 38, 154. — R a j a r a t n a m J. A., L o w r y J. B., A v a d h a n i P. N., C o r l e y R. H. V. (1971). Boron: possible role in plant metabolism. Science, 172, 3988. — R e e d H. S. (1947). A physiological study of boron deficiency in plants. Hilgardia, 17, 11. — S w a i n T., H i l l i s W. E. (1959). The phenolic constituents of *Prunus domestica*. 1. The quantitative analysis of phenolic constituents. J. Sci. Food Agric., 10, 63—68. — W a l k e r J. R. L. (1973). Positive feedback mechanisms and plant disease. Mauri ora, 1, 137—140. — W a t a n a b e R., C h o r n e y W., S k o k J., W e n d e r S. H. (1964). Effect of boron deficiency on polyphenol production in the sunflower. Phytochemistry, 3, 3. — W a t a n a b e R., M c I l r a t h W. J., S k o k J., C h o r n e y W., W e n d e r S. H. (1961). Accumulation of scopoletine glucoside in boron deficient tobacco leaves. Arch. Biochem. Biophys., 94, 2. — W i l s o n C. W. (1939). A study of the boric acid colour reaction of flavone derivatives. J. Amer. Chem. Soc., 61, 9. — W i n f i e l d M. E. (1945). The role of boron in plant metabolism. 2. An account of some attempts to isolate boron complexes from plant tissues. Austr. J. Exper. Biol. Med. Sci., 23, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 31 III 1980.

УДК 582.26 (265.51)

В. Г. Харитонов

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ ОЗЕРА МАЙОРСКОГО (АНАДЫРСКИЙ РАЙОН)

V. G. K H A R I T O N O V. THE DIATOMS FROM THE MAYORSKOYE LAKE (ANADYR DISTRICT)

Приводится список диатомовых водорослей одного из озер Анадырской низменности, включающий 254 видов, разновидностей и форм. Обсуждается их экология и распространение в пределах Северо-Востока Азии. Выделяется характерный комплекс видов диатомовой флоры исследуемого региона.

На восток от гор Русских и до устья р. Майн равнина Анадыря представляет собой аккумулятивную, сильно заболоченную и обводненную низменность, сложенную четвертичными озерно-аллювиальными отложениями и включающую останцы древних лёссово-ледовых равнин в виде достаточно обширных участков (Томирдиаро, 1972). На всем ее протяжении встречаются десятки тысяч больших и малых озер, множество проток и стариц. Все пространства между озерами покрыты осоково-пушицевыми кочкарными тундрами и гипново-травяными болотами с кустарниками или без них. Оз. Майорское, находящееся в междуречье Майна и Анадыря на одном из останцов древней лёссово-ледовой равнины, одно из наиболее доступных и удобно расположенных для изучения озер этого крайне интересного во всех отношениях района.

Отличительной особенностью оз. Майорского является не типичное для термокарстовых озер строение подводной котловины. Это не плоская чаша с незначительной глубиной в 2.0—2.5 м, а неправильной формы углубление вокруг древнего останца, возвышающегося над озером на 68 м. Глубина озера местами достигает 12 м. Температура воды летом в поверхностном слое повышается до 20—23, у дна — не более 6—7° С. Прозрачность 2—3 м. Вода слабоминерализована (40—60 мг/л), имеет слабокислую реакцию (pH=6.3—6.8). Озеро скорее эвтрофного типа, чем дистрофного, с обильно

развивающимися в литоральной зоне гидрофитами. В отличие от большинства термокарстовых озер, возраст которых обычно не превышает 300—500 лет (Томирдиаро, 1969), оз. Майорское, как нам представляется, гораздо старше.

Первые сведения о пресноводных водорослях Анадырской равнины содержатся в статье Н. Н. Воронихина (1937), в которой приводится 81 вид водорослей (исключая диатомовые). Изучение диатомей этого района началось лишь в последнее десятилетие (Харитонов, 1973, 1978). В этих работах отмечается 150 видов и разновидностей диатомовых водорослей, среди них 35 видов указаны для оз. Майорского.

Настоящая работа является результатом изучения более 300 (в основном качественных) проб, собранных в озере в течение трех полевых сезонов 1973—1975 гг. Общий список диатомовых водорослей, обнаруженных в оз. Майорском, включает 162 вида (254 вместе с разновидностями), относящихся к 35 родам и 9 семействам, среди которых 127 видов (211 с разновидностями) приводятся впервые для оз. Майорского и 47 (вместе с разновидностями 106) — впервые для водоемов Анадырской низменности.

Наибольшим видовым разнообразием в озере характеризуется род *Eunotia* Ehr. — 26 видов, за ним следует *Pinnularia* Ehr. — 14, *Gomphonema* Ag. — 11, *Cymbella* Ag. — 12 и *Surirella* Turp. — 8 видов. Представители пяти вышеуказанных родов составляют 46% всех диатомей, обитающих в озере. Из центрических диатомовых водорослей отмечено 6 видов (см. таблицу), из которых *Melosira italica* var. *italica* et var. *valida* являются доминирующими в весенне-летнем планктоне.

Большим видовым разнообразием в озере отличаются эпифитные (156 представителей) и донные (86) диатомеи. Следует отметить, что большинство планктонных видов (10) были обнаружены и в бентосе, за исключением *Cyclotella stelligera*, *Diatoma elongatum* var. *pachycephalum* и *Fragilaria capucina*, которые встречались только в планктоне. Из бентосных диатомей, обнаруженных в планктоне и не найденных ни среди обрастаний, ни на дне, следует указать *Synedra nana*, *Eunotia polydentula*, *Achnanthes nodosa*, *Diploneis finnica*, *Stauroneis acuta*, *Navicula cuspidata*, *Cymbella hebridica*, *Gomphonema intricatum*, *Cymatopleura elliptica* и некоторые другие.

Подавляющее большинство диатомовых водорослей оз. Майорского принадлежит к олигогалобам (241), из них 180 — индифференты, 25 — галофилы и 36 — галофобы. В озере отмечено 5 мезогалобов: *Synedra pulchella*, *Navicula peregrina* var. *peregrina* et var. *hankensis* et var. *lanceolata* и *Nitzschia spectabilis*. Из них лишь *Synedra pulchella* достигает иногда обилия «редко», остальные встречены единично.

По отношению к величине pH среди диатомовых водорослей оз. Майорского также преобладают индифференты — 152; ацидофилов же обнаружено 42, алкалифилов — 34 видов и разновидностей.

Бо́льшая часть выявленных диатомей — представители чистых вод, из них ксеносапробов — 17, олигосапробов — 125, β-мезосапробов — 50. Кроме того, отмечены 4 вида, принадлежащие к группе α-мезосапробов: *Navicula cryptocephala*, *N. rhynchocephala*, *Hantzschia amphioxys* и *Nitzschia angustata*, но в озере они встречены единично. Они, как правило, индифферентны к изменениям минерализации и pH и характеризуются как убиквисты и космополиты.

Почти 50% водорослей, отмеченных для оз. Майорского, являются космополитами, 15% — бореальными и 27% — арктоальпийскими. Среди последних следует отметить такие редкие даже для северных водоемов виды как *Fragilaria constricta*, f. *stricta* et f. *tetranodis*, *Achnanthes calcar* var. *baicalensis*, *Diploneis marginestriata*, *Caloneis ladogensis* и *Nitzschia ostenfeldii*. Интересной находкой можно считать редкий для водоемов СССР теплолюбивый вид *Actinella brasiliensis*, а также *A. quianensis*. Последний отмечается впервые для водоемов Советского Союза. Оба вида описаны из водоемов Бразилии.

Диатомовые водоросли оз. Майорского
(эколого-географическая характеристика и встречаемость в сопредельных регионах)

Таксон	Географическая характеристика	Экология		Местообитание			Водоемы Якутии	Водоемы арктических островов	Водоемы Приморья
		галобность	ацидофильность	планктонные	эпифитные	донные			
Melosira granulata (Ehr.) Ralfs var. *granulata*	k	ind	al	3	1	1	+	+	+
M. islandica ssp. *helvetica* O. Müll.	k	ind	ind	2	1	2	+	+	+
M. italica (Ehr.) Kütz. var. *italica*	k	ind	ind	6	6	5	+	+	+
M. italica var. *valida* (Grun.) Hust.	aa	ind	ind	6	—	2	+	—	—
M. roeseana Rabenh. var. *roeseana*	k	ind	az?	—	—	2	—	+	+
Cyclotella melosiroides (Kirchn.) Lemm.	b	ind	ind	—	1	—	—	—	—
C. stelligera Cl. et Grun.	k	ind	ind	1	—	—	+	+	+
Tetracyclus emarginatus (Ehr.) W. Sm.	aa	ind	ind	1	1	1	—	+	—
T. lacustris Ralfs var. *lacustris*	aa	ind	ind	1	1	1	—	—	—
T. lacustris var. *capitatus* Hust.	aa	ind	ind	—	1	—	—	—	—
T. lacustris var. *elegans* (Ehr.) Hust.	aa	ind	ind	—	1	—	—	—	—
T. lacustris var. *strumosus* (Ehr.) Hust.	aa	ind	ind	3	—	1	—	—	—
T. rupestris (A. Br.) Grun.	aa	ind	ind	3	1	1	+	—	+
Tabellaria fenestrata (Lyngb.) Kütz. var. *fenestrata*	k	gb	az	2	3	2	+	+	+
T. fenestrata var. *geniculata* Cl.	b	gb	az	1	1	—	—	+	+
T. fenestrata var. *intermedia* Grun.	b	gb	az	1	1	—	+	+	+
T. flocculosa (Roth.) Kütz.	aa	gb	az	4	5	2	+	+	+
Meridion circulare Ag. var. *circulare*	k	gb	az	1	4	2	+	+	+
M. circulare var. *constrictum* (Ralfs) V. H.	k	gb	az	1	1	2	+	+	+
Diatoma anceps (Ehr.) Kirchn. var. *anceps*	aa	gb	al	—	1	—	+	+	+
D. elongatum (Lyngb.) Ag. var. *elongatum*	b	gl	ind	1	6	1	+	+	—
D. elongatum var. *pachycephalum* Grun.	b	gl	ind	1	—	—	—	—	—
D. hiemale (Lyngb.) Heib. var. *hiemale*	aa	gb	ind	—	2	—	+	+	+
D. hiemale var. *mesodon* (Ehr.) Grun.	aa	gb	ind	—	1	—	+	+	+
D. vulgare Bory var. *vulgare*	k	ind	ind	1	3	2		—	+
D. vulgare var. *breve* Grun.	b	ind	ind	1	—	—	—	—	—
D. vulgare var. *capitatum* Grun.	b	ind	ind	—	—	1	—	—	+
D. vulgare var. *ehrenbergii* (Kütz.) Grun.	b	ind	ind	—	1	—	—	—	—
D. vulgare var. *productum* Grun.	b	ind	ind	1	1	—	—	—	+
Opephora martyi Herib. var. *martyi*	b	ind	al	1	1	—	+	+	—
Fragilaria alpestris Krasske	aa	ind	ind	—	1	—	+	—	—
F. bidens Heib.	b	ind	ind	1	—	1	—	—	—
F. capucina Desm. var. *capucina*	k	ind	ind	1	—	—	+	+	+
F. capucina var. *lanceolata* Grun.	k	ind	ind	1	2	—	+	+	+
F. capucina var. *mesolepta* Rabenh.	k	ind	ind	1	—	—	+	—	+
F. constricta Ehr. f. *constricta*	aa	ind	az	4	3	—	—	+	—
F. constricta f. *stricta* A. Cl.	aa	ind	ind	—	1	—	—	—	—
F. constricta f. *tetranodis* A. Cl.	aa	ind	ind	—	1	—	—	—	—
F. constricta f. *trinodis* (Hust.) Pr.-Lavr.	aa	ind	ind	—	1	—	+	+	+
F. construens (Ehr.) Grun. var. *construens*	k	ind	al	1	1	—	+	+	+
F. construens var. *binodis* (Ehr.) Grun.	k	ind	al	—	1	—	—	—	+
F. construens var. *subsalina* Hust.	k	gl	al	1	1	—	+	+	+
F. construens var. *triundulata* Reich.	k	ind	al	—	1	—	—	—	—
F. construens var. *venter* (Ehr.) Grun.	k	ind	al	1	5	—	+	+	+
F. intermedia Grun. var. *intermedia*	k	ind	al	1	1	—	+	+	+
F. intermedia var. *capitellata* A. Cl.	b	ind	al	1	1	—	—	—	+
F. pinnata Ehr. var. *pinnata*	k	gl	al	1	—	—	+	+	—
F. pinnata var. *lanseolata* (Schum.) Hust.	b	gl	ind	1	—	—	+	+	—
F. virescens Ralfs var. *virescens*	aa	gl	ind	—	1	—	+	+	+
F. virescens var. *inaeguidentata* Lagerst.	aa	gl	ind	—	1	—	+	—	—
F. virescens var. *mesolepta* Schönf.	aa	ind	ind	—	1	—	—	—	+
Ceratoneis arcus (Ehr.) Kütz. var. *arcus*	aa	ind	al	1	1	1	+	+	+
C. arcus var. *amphioxys* (Rabenh.) Brun.	aa	ind	al	—	1	—	+	+	—
C. arcus var. *linearis* Holmboe	aa	ind	al	—	1	—	+	+	+
Synedra cyclopum Brutschy	aa	ind	ind	2	1	—	+	+	—
S. nana Meist.	aa	ind	ind	1	—	—	+	+	—
S. parasitica (W. Sm.) Hust. var. *parasitica*	k	ind	ind	—	1	—	—	+	—

Таксон	Географическая характеристика	Экология		Местообитание			Водоемы Якутии	Водоемы арктических островов	Водоемы Приморья
		галобность	ацидофильность	планктонные	эпифитные	донные			
S. parasitica var. *subconstricta* Grun.	k	ind	ind	—	1	—	+	—	—
S. pulchella (Ralfs) Kütz. var. *pulchella*	k	m	ind	3	—	—	+	+	—
S. pulchella var. *lanceolata* O'Meara	k	gl	ind	1	—	—	—	—	+
S. ulna (Nitszch) Ehr. var. *ulna*	k	ind	al	5	5	3	+	+	+
S. ulna var. *aequalis* (Kütz.) Hust.	k	ind	al	—	1	—	+	+	+
S. ulna var. *biceps* (Kütz.) Schönf.	k	ind	al	1	1	1	+	+	—
S. ulna var. *contracta* Ostr.	k	ind	al	—	4	—	+	—	—
S. ulna var. *impressa* Hust.	k	ind	al	—	—	1	—	—	—
S. vaucheriae Kütz. var. *vaucheriae*	k	ind	ind	—	1	1	+	+	—
S. vaucheriae var. *capitellata* Grun.	k	ind	ind	—	1	1	+	—	+
S. vaucheriae var. *truncata* (Greg.) Grun.	k	ind	ind	—	—	1	+	—	—
Asterionella formosa Hass. var. *formosa*	k	ind	ind	6	4	1	+	—	+
A. gracillima (Hantzsch) Heib.	k	ind	ind	1	1	—	+	—	+
Actinella brasiliensis Grun.	—	—	—	—	1	—	—	—	+
A. guianensis Grun.	—	—	—	1	1	—	—	—	—
A. punctata Lewis	aa	ind	ind	1	1	—	—	—	—
Eunotia alpina (Näg.) Hust.	aa	gb	ind	—	2	—	+	+	—
E. arcus Ehr. var. *arcus*	k	ind	al	1	1	—	+	+	+
E. bigibba Kütz. var. *bigibba*	aa	ind	ind	—	2	—	+	+	+
E. bigibba var. *pumila* Grun.	aa	ind	ind	—	1	—	+	+	—
E. exiqua (Bréb.) Rabenh. var. *exiqua*	k	ind	az	—	3	—	+	+	+
E. exiqua var. *compacta* Hust.	k	ind	ind	—	1	—	—	—	—
E. faba (Ehr.) Grun. var. *faba*	aa	gb	az	5	4	—	+	—	—
E. fallax A. Cl. var. *fallax*	k	gb	ind	—	1	—	+	+	+
E. fallax var. *gracillima* Krasske	k	gb	ind	1	—	—	+	+	+
E. flexuosa (Bréb.) Kütz. var. *flexuosa*	k	ind	ind	1	1	—	—	+	—
E. kocheliensis O. Müll.	—	ind	—	—	1	—	—	—	—
E. lunaris (Ehr.) Grun. var. *lunaris*	k	gb	az	1	2	—	+	+	+
E. lunaris var. *subarcuata* (Näg.) Grun.	k	gb	az	—	1	—	+	+	+
E. microcephala Krasske var. *microcephala*	b	ind	az	—	1	—	—	—	—
E. monodon Ehr. var. *monodon*	k	gb	az	1	1	—	+	+	+
E. monodon var. *major* (W. Sm.) Hust.	k	gb	az	—	1	—	+	+	—
E. parallela Ehr. var. *parallela*	b	ind	az	1	—	—	+	+	—
E. pectinalis (Dillw? Kütz.) Rabenh. var. *pectinalis*	k	gb	az	1	4	—	+	+	+
E. pectinalis var. *ventralis* (Ehr.) Hust.	k	ind	ind	1	1	2	+	—	—
E. polydentula Brun. var. *polydentula*	k	gb	ind	1	—	—	—	+	+
E. polydentula var. *perpusilla* Grun.	k	gb	ind	—	1	—	—	—	—
E. polygluphis Grun.	k	gb	ind	1	2	—	+	+	—
E. praerupta Ehr. var. *praerupta*	aa	gb	az	1	1	—	+	+	—
E. praerupta var. *bidens* (W. Sm.) Grun.	aa	gb	az	—	1	—	—	+	—
E. praerupta var. *inflata* Grun.	aa	gb	az	1	—	1	+	+	—
E. praerupta var. *muscicola* Boye P.	aa	gb	az	—	—	1	—	+	—
E. pseudopectinalis Hust.	aa	ind	az	—	1	—	—	—	—
E. robusta Ralfs var. *robusta*	aa	ind	az	1	4	—	—	—	+
E. robusta var. *diadema* (Ehr.) Ralfs	aa	ind	az	—	1	—	+	—	—
E. sibirica Cl.	b	ind	ind	1	1	—	—	—	—
E. suecica A. Cl.	aa	ind	ind	—	1	—	—	+	—
E. tauntoniensis Hust. var. *tauntoniensis*	aa	ind	ind	—	1	—	—	—	+
E. tauntoniensis var. *hankensis* Skv.	—	ind	ind	1	—	—	—	—	+
E. tenella (Grun.) Hust.	aa	gb	az	1	3	1	+	+	+
E. trinacria Krasske	b	ind	ind	—	1	—	—	+	—
E. triodon Ehr.	aa	gb	az	1	1	—	—	+	—
E. valida Hust.	b	ind	ind	1	—	1	+	—	—
E. veneris (Kütz.) O. Müll.	aa	gb	az	—	1	1	+	—	—
Peronia erinacea Bréb. et Arn.	b	gl	az	—	1	—	—	—	—
Cocconeis pediculus Ehr. var. *pediculus*	k	gl	al	—	1	—	+	+	+
C. placentula Ehr. var. *placentula*	k	ind	al	1	2	—	+	+	+
C. placentula var. *rouxii* (Brun et Herib.) Cl.	k	ind	az	—	1	—	+	—	—
Eucocconeis onegensis Wisl. et Kolbe	aa	gb	az	—	1	—	—	—	—

Таксон	Географическая характеристика	Экология: галобность	Экология: ацидофильность	Местообитание: планктонные	Местообитание: эпифитные	Местообитание: донные	Водоемы Якутии	Водоемы арктических островов	Водоемы Приморья
Achnanthes calcar Cl. var. *calcar*	aa	ind	ind	5	5	—	—	+	—
A. calcar var. *baicalensis* Skv.	aa	ind	ind	1	—	—	—	—	—
A. lanceolata(Bréb.) Grun. var. *lanceolata*	k	ind	al	—	5	—	+	+	+
A. nodosa A. Cl.	aa	ind	ind	1	—	—	+	—	—
A. peragalloi Brun et Herib.	b	ind	ind	—	5	—	—	+	+
Diploneis elliptica (Kütz.) Cl. var. *elliptica*	k	ind	ind	1	1	1	+	+	+
D. finnica (Ehr.) Cl. var. *finnica*	aa	ind	ind	1	—	—	—	—	—
D. finnica var. *clevei* (Font.) Hust.	aa	ind	ind	—	—	1	—	—	—
D. marginestriata Hust. var. *marginestriata*	aa	gl	ind	1	—	—	—	—	—
D. smithii (Bréb.) Cl.	b	gl	ind	1	1	1	+	—	+
Stauroneis acuta W. Sm.	k	ind	ind	1	—	—	—	+	+
S. anceps Ehr. var. *anceps*	k	ind	ind	—	1	1	+	+	+
S. inflata Heid.	aa	ind	ind	1	—	—	—	—	—
S. parvula Grun. var. *parvula*	aa	ind	ind	—	1	1	+	+	—
S. parvula var. *prominula* Grun.	aa	ind	ind	—	1	1	—	+	—
S. phoenicenteron Ehr. var. *phoenicenteron*	k	ind	ind	1	1	2	+	+	+
S. smithii Grun. var. *smithii*	b	ind	ind	—	—	1	+	+	+
Navicula cryptocephala Kütz. var. *cryptocephala*	k	gl	ind	1	—	1	+	+	+
N. cuspidata Kütz. var. *cuspidata*	k	ind	ind	1	—	—	+	+	+
N. cuspidata f. *subrostrata* Dipp.	k	ind	al	1	—	—	+	+	—
N. exigua var. *elliptica* Hust.	k	ind	ind	1	—	1	—	—	—
N. microcephala Grun.	b	ind	ind	1	—	—	—	—	+
N. mutica Kütz. var. *mutica*	k	ind	al	1	—	1	+	+	+
N. peregrina (Ehr.) Kütz. var. *peregrina*	k	m	ind	1	1	—	+	+	+
N. peregrina var. *hankensis* Skv.	k	m	ind	—	—	1	—	—	+
N. peregrina var. *lanceolata* Skv.	k	m	ind	—	—	1	—	—	—
N. rhynchocephala Kütz. var. *rhynchocephala*	k	gl	ind	—	—	1	+	+	+
Pinnularia borealis Ehr. var. *borealis*	aa	ind	az	1	—	1	+	+	—
P. distinguenda Cl.	b	ind	ind	—	—	1	+	—	—
P. interrupta W. Sm. var. *interrupta*	k	ind	az	1	—	1	+	+	+
P. intermedia Lagerst.	k	ind	ind	1	—	1	+	+	—
P. isostauron Grun.	aa	ind	ind	—	—	1	+	—	—
P. mesolepta (Ehr.) W. Sm. f. *mesolepta*	k	gb	al	1	1	1	+	+	+
P. mesolepta f. *angustata* Cl.	k	ind	al	—	—	1	+	+	—
P. molaris Grun. var. *molaris*	aa	ind	ind	1	—	1	+	+	+
P. petsamoensis Mölder.	aa	ind	ind	—	—	1	—	—	—
P. pulchra Ostr.	b	ind	ind	—	—	1	—	+	—
P. rangoonensis Grun.	b	ind	ind	—	1	—	—	—	—
P. strauroptera Grun. var. *stauroptera*	k	gb	az	—	—	1	+	—	—
P. stauroptera var. *interrupta* Cl.	k	gb	az	—	—	1	+	—	—
P. subcapitata Greg. var. *subcapitata*	k	ind	az	—	1	—	+	+	—
P. subcapitata var. *hilseana* (Janisch.) O. Müll.	k	ind	ind	1	—	1	—	+	—
P. subcapitata var. *paucistriata* Grun.	b	ind	ind	—	—	1	—	+	—
P. tabellaria var. *stauroneiformis* Temp. et Perag.	k	ind	ind	—	—	1	+	—	—
P. viridis (Nitzsch) Ehr. var. *viridis*	k	ind	ind	—	—	1	+	+	+
P. viridis var. *intermedia* Cl.	b	ind	ind	—	1	1	+	+	—
Neidium affine (Ehr.) Cl. var. *affine*	k	ind	az	—	1	—	+	+	—
N. bisulcatum (Lagerst.) Cl. var. *bisulcatum*	b	gb	ind	—	—	1	+	+	+
N. dubium (Ehr.) Cl. var. *dubium*	aa	ind	al	1	1	1	+	+	+
N. hitchcockii Ehr.	aa	ind	ind	—	—	1	+	—	—
N. iridis (Ehr.) Cl. var. *iridis*	k	gb	ind	1	1	1	+	+	+
N. iridis var. *ampliatum* (Ehr.) Cl.	k	gb	ind	—	1	—	+	+	+
N. productum (W. Sm.) Cl.	k	ind	ind	—	1	—	+	—	+
Caloneis ladogensis Cl.	aa	ind	ind	—	—	1	—	—	—

Таксон	Географическая характеристика	Экология: галобность	Экология: ацидофильность	Местообитание: планктонные	Местообитание: эпифитные	Местообитание: донные	Водоемы Якутии	Водоемы арктических островов	Водоемы Приморья
C. silicula (Ehr.) Cl. var. *silicula*	k	ind	al	1	—	1	+	+	+
Gyrosigma acuminatum (Kütz.) Rabenh. var. *acuminatum*	k	ind	al	1	3	1	+	—	—
Amphora ovalis Kütz. var. *ovalis*	k	ind	al	—	—	1	+	+	+
A. ovalis var. *pediculus* Kütz.	k	ind	al	1	1	2	+	+	+
Cymbella cistula (Hemp.) Grun. var. *cistula*	b	ind	al	—	2	1	+	+	+
C. cistula var. *arctica* Lagerst.	aa	ind	ind	—	—	2	+	+	—
C. cistula var. *maculata* (Kütz.) V. H.	k	ind	al	—	1	—	+	+	—
C. hebridica (Greg.) Grun.	aa	gb	az	1	—	—	+	+	—
C. heteropleura Ehr. var. *heteropleura*	aa	ind	—	—	—	1	+	+	—
C. heteropleura var. *minor* Cl.	aa	ind	—	—	1	+	+	+	—
C. lata Grun. var. *lata*	b	ind	—	—	—	1	—	+	—
C. lata var. *minor* Mölder	b	ind	ind	—	1	1	—	—	—
C. naviculiformis Auersw.	—	ind	—	—	1	1	—	+	+
C. obtusiuscula (Kütz.) Grun.	b	ind	ind	—	—	1	—	+	+
C. pusilla Grun.	k	gl	al	—	2	—	—	+	+
C. sinuata Greg. f. *sinuata*	b	ind	ind	1	—	—	+	+	+
C. stuxbergii Cl. var. *stuxbergii*	aa	ind	ind	—	—	1	+	+	—
C. stuxbergii var. *intermedia* Wisl.	aa	ind	ind	—	1	—	+	—	—
C. tumida (Bréb.) V. H. var. *tumida*	aa	ind	ind	—	—	1	+	—	+
C. turgida (Greg.) Cl.	b	ind	al	—	1	—	+	+	+
C. ventricosa Kütz. var. *ventricosa*	k	ind	ind	1	1	1	+	+	+
Didymosphenia geminata (Lyngb.) M. Schmidt	aa	ind	ind	1	1	3	+	+	+
Gomphonema acuminatum Ehr. var. *acuminatum*	b	ind	ind	1	1	2	+	+	+
G. acuminatum var. *brebissonii* (Kütz.) Cl.	k	ind	ind	—	1	1	+	+	+
G. acuminatum var. *coronatum* (Ehr.) W. Sm.	k	ind	ind	—	1	1	+	+	+
G. acuminatum var. *turris* (Ehr.) Cl.	b	ind	ind	—	1	—	—	—	—
G. acuminatum var. *trigonocephalum* (Ehr.) Grun.	k	ind	ind	—	1	—	+	+	—
G. angustatum (Kütz.) Rabenh. var. *angustatum*	b	ind	az	1	1	—	+	+	+
G. angustatum var. *productum* Grun.	k	ind	az	—	1	—	+	+	—
G. augur Ehr. var. *augur*	k	ind	ind	—	1	1	+	+	+
G. constrictum Ehr. var. *constrictum*	b	ind	az	1	2	1	+	+	+
G. constrictum var. *capitatum* (Ehr.) Cl.	b	ind	ind	—	1	1	+	+	+
G. gracile Ehr. var. *gracile*	b	ind	ind	—	1	—	+	—	—
G. gracile var. *lanceolatum* Kütz.	b	ind	ind	—	1	1	+	+	—
G. intricatum Kütz. var. *intricatum*	k	ind	ind	1	—	—	+	+	+
G. intricatum var. *dichotomum* Grun.	b	ind	ind	—	—	1	+	—	—
G. intricatum var. *pumilum* Grun.	k	ind	ind	—	1	—	+	—	—
G. lanceolatum Ehr. var. *lanceolatum*	k	ind	ind	1	—	—	+	+	—
G. lanceolatum var. *capitatum*	b	ind	ind	—	1	—	—	—	—
G. longiceps Ehr. var. *longiceps*	k	ind	ind	1	—	1	+	+	+
G. longiceps var. *montanum* Schum.	b	ind	ind	—	1	—	+	+	+
G. longiceps var. *subclavatum* Grun. f. *subclavatum*	k	ind	ind	—	1	—	+	+	+
G. olivaceum (Lyngb.) Kütz. var. *olivaceum*	b	ind	ind	1	1	—	+	+	+
G. parvulum (Kütz.) Grun. var. *parvulum*	k	gl	ind	—	1	—	+	+	+
G. ventricosum Greg. var. *ventricosum*	aa	ind	ind	1	1	1	—	—	+
Denticula elegans Kütz.	k	—	—	1	1	1	+	+	—
Epithemia turgida (Ehr.) Kütz. var. *turgida*	k	gl	al	1	1	4	+	+	—
E. turgida var. *granulata* f. *vertagus* (Kütz.) I. Kiss.	—	gl	—	—	—	1	+	—	—
E. zebra (Ehr.) Kütz. var. *zebra*	k	ind	al	—	1	1	+	+	+
Rhopalodia gibba (Ehr.) O. Müll. var. *gibba*	k	ind	al	—	1	1	—	+	+

Таксон	Географическая характеристика	Экология		Местообитание			Водоемы Якутии	Водоемы арктических островов	Водоемы Приморья
		галобность	ацидофильность	планктонные	эпифитные	донные			
R. gibberula (Ehr.) O. Müll. var. *gibberula*	b	gl	ind	1	1	2	—	+	—
R. parallela (Grun.) O. Müll.	—	—	—	—	1	—	—	+	—
Hantzschia amphioxys (Ehr.) Grun. var. *amphioxys* f. *amphioxys*	k	ind	al	1	1	1	+	+	+
H. amphioxys var. *major* Grun.	k	ind	al	—	—	3	+	+	+
H. amphioxys var. *subsalsa* Wisl. et Poretzky	k	ind	al.	—	—	2	+	—	+
Nitzschia amphibia Grun. var. *amphibia*	k	ind	ind	1	1	1	—	+	—
N. angustata (W. Sm.) Grun. var. *angustata*	k	ind	ind	—	—	1	—	+	+
N. capitellata Hust.	k	ind	ind	1	2	1	—	+	—
N. filiformis (W. Sm.) Hust.	—	—	—	—	—	1	—	+	—
N. frustulum (Kütz.) Grun. var. *frustulum*	k	gl	ind	1	—	—	—	+	+
N. ostenfeldii Hust.	aa	ind	—	—	1	—	—	—	—
N. romana Grun.	k	ind	ind	—	1	1	—	+	+
N. spectabilis (Ehr.) Ralfs	k	ind	m	1	—	1	—	—	—
Cymatopleura elliptica (Breb.) W. Sm. var. *elliptica*	k	ind	ind	1	1	1	—	+	—
C. elliptica var. *nobilis* (Hantzsch) Hust.	b	ind	ind	1	—	—	—	—	—
C. solea (Breb.) W. Sm. var. *solea*	k	ind	al	1	—	—	—	+	+
C. solea var. *hankensis* Skv.	b	ind	ind	—	—	1	—	—	+
C. solea var. *regula* (Ehr.) Grun.	k	ind	ind	—	—	1	—	—	+
C. solea var. *vulgaris* Meist.	k	ind	ind	—	—	1	—	—	—
Surirella biseriata Bréb. var. *biseriata* f. *biseriata*	k	ind	az	—	—	2	—	—	—
S. biseriata f. *punctata* (Meist.) Hust.	b	ind	ind	—	—	1	—	—	+
S. biseriata var. *constricta* Grun.	b	ind	ind	1	—	—	—	—	—
S. capronii Bréb. var. *capronii*	k	ind	ind	—	—	1	—	—	—
S. capronii var. *hankensis* Skv.	b	ind	ind	—	—	1	—	—	—
S. echinulata Skabitsch.	b	ind	—	—	—	1	—	—	—
S. elegans Ehr. var. *elegans*	k	ind	ind	1	—	2	—	+	—
S. elegans var. *norvegica* (Eulenst.) Brun.	aa	ind	ind	—	—	1	—	—	—
S. gracilis (W. Sm.) Grun.	k	ind	—	—	—	1	—	—	+
S. linearis W. Sm. var. *linearis*	b	ind	ind	—	—	1	—	—	+
S. linearis var. *constricta* (Ehr.) Grun.	b	ind	ind	—	—	1	—	+	+
S. robusta Ehr. var. *robusta*	k	gb	ind	—	—	1	—	+	+
S. robusta var. *splendida* Ehr. f. *splendida*	k	ind	ind	—	—	1	—	+	+
S. robusta var. *splendida* f. *hankensis* Skv.	b	ind	ind	—	—	1	—	—	+
S. spiralis Kütz.	—	ind	—	—	—	1	—	—	—

Примечание. Знак плюс — вид найден, минус — не обнаружен; галобность: ind — индифферент, gl — галофил, gb — галофоб, m — мезогалоб; ацидофильность: al — алкалифил, az — ацидофил; географическая характеристика: aa — арктоальпийский, b — бореальный, k — космополитический; количественная характеристика: 1 — единично, 2 — очень редко, 3 — редко, 4 — часто, 5 — очень часто, 6 — в массе.

В количественном отношении среди диатомей оз. Майорского доминировали в середине июня *Melosira italica* var. *italica* — 656 000 кл/л, в конце июня *M. italica* var. *valida* — 481 000, в первой половине августа *Asterionella formosa* — 2 400 000 кл/л. В сентябре массового развития достигали *Synedra ulna* — 800 000, *Eunotia faba* — 430 000 и *Achnanthes calcar* — 310 000 кл/л.

Особый интерес представляют виды, хотя и не развивающиеся обильно в озере, но постоянно присутствующие на протяжении всего вегетационного периода и создающие характерный флористический фон оз. Майорского. К ним принадлежат *Eunotia praerupta*, *E. parallela*, *E. pectinalis*, *E. robusta* и *E. lunaris* (рис. 1 — см. вклейку), а также *Pinnularia viridis*, *P. rangoonensis*, *P. subcapitata*, *P. borealis*, *Cymbella cistula*, *C. ventricosa*, *C. hebridica* и *C. obtusiuscula* (рис. 2 — см. вклейку).

Сравнение диатомовых водорослей оз. Майорского с водорослями из водоемов сопредельных областей и других географических зон (см. таблицу) показало, что 149 диатомей широко распространены к западу от Магаданской обл. и обитают в пресных водоемах Якутии (Комаренко, Васильева, 1975). В водоемах арктической зоны повсеместно встречаются 154 вида и разновидности (Cleve, Grunov, 1880; Ширшов, 1935; Foged, 1953, 1955, 1964, 1973), а 129 — обычные обитатели водоемов Приморья (Скворцов, 1929; Журкина, Кухаренко, 1974). Общими для всего Северо-Востока Азии являются 73 вида и разновидности, а 44 вида, обитающие в оз. Майорском, но отсутствующие в водоемах сопредельных регионов, являются дифференциальными видами Анадырского района. Это прежде всего аркто-альпийские и бореальные виды: *Tetracyclus lacustris* var. *capitatus* et var. *elegans*, *Diatoma vulgare* var. *breve* et var. *ehrenbergii*, *Fragilaria bidens*, *F. constricta* var. *stricta* et var. *tetranodis*, *Eunotia pseudopectinalis*, *E. sibirica*, *Diploneis finnica*, *D. marginestriata*, *Stauroneis inflata*, *Pinnularia rangoonensis*, *Nitzschia ostenfeldii*, *Surirella echinulata* и другие, а также некоторые космополитические *Fragilaria construens* var. *triundulata*, *Eunotia polydentula*, *Navicula exigua* var. *elliptica*, *Nitzschia spectabilis*, *Surirella capronii* и некоторые другие.

ЛИТЕРАТУРА

Воронихин Н. Н. (1937). К флоре пресноводных водорослей Анадырского района. Вестн. ДВФ СО АН СССР, 22. — Журкина В. В., Кухаренко Л. А. (1974). Пресноводные диатомовые водоросли Хасанского района Приморского края. В кн.: Споровые растения советского Дальнего Востока. Владивосток. — Комаренко Л. Е., Васильева И. И. (1975). Пресноводные диатомовые и сине-зеленые водоросли водоемов Якутии. М., Наука. — Скворцов Б. Н. (1929). Материалы по изучению водорослей Приморской области. Диатомовые водоросли оз. Ханка. Зап. Южно-Уссур. отд. Гос. Русск. геогр. общ., 3. — Томирдиаро С. В. (1969). Природа общего похолодания в кайнозое и ледниковых эпох в антропогене. В кн.: Тр. IV совещ. географов Сибири и Дальнего Востока. М., Наука. — Томирдиаро С. В. (1972). Вечная мерзлота и освоение горных стран и низменностей. Магадан. — Харитонов В. Г. (1973). Диатомовые водоросли окрестностей п. Марково (Чукотский национальный округ). В кн.: Гидробиологические исследования внутренних водоемов Северо-Востока СССР. Владивосток. — Харитонов В. Г. (1978). О диатомовых водорослях р. Анадырь. Нов. сист. низш. раст., 15. — Ширшов П. П. (1935). Эколого-географический очерк пресноводных водорослей Новой Земли и Земли Франца-Иосифа. Тр. Аркт. инст., 15. — Cleve P. T., Grunov A. (1880). Beiträge zur kentniss der arctischen Diatomeen. Sv. vet. Ak. Handl., B. 17. — Foged N. (1953). Diatoms from West Greenland, collected by Tyge N. Böcher. København, Lunos bogtr. — Foged N. (1955). Diatoms from Peary Land, North Greenland collected by Kjeld Holmen. København, Reitzel. — Foged N. (1964). Freshwater diatoms from Spitsbergen. Tromsø Museum Skrifter. II. Tromsø. — Foged N. (1973). Diatoms from southwest Greenland. Medd Gronland, 194, 5.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 5 III 1980.

УДК 581.9 (571.511)

В. В. Рапота, Ю. П. Кожевников

К ФЛОРЕ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ГОР БЫРРАНГА (ТАЙМЫР)

V. V. RAPOTA, JU. P. KOZHEVNIKOV. ON THE FLORA OF THE SOUTH-EASTERN PART OF BYRRANGA MOUNTAINS (TAIMYR)

Дана краткая характеристика растительного покрова. Приведен список сосудистых растений, включающий 192 вида юго-восточной части гор Бырранга.

Опубликованных данных о флоре гор Бырранга до сих пор нет. Насколько нам известно, только Б. А. Тихомиров коллекционировал растения из южных предгорий центральной части гор Бырранга, где они выходят к Таймырскому озеру.

Летом 1979 г. один из авторов (В. В. Рапота) посетил юго-восточную окраину гор Бырранга и в течение пяти дней проводил обследование растительного покрова и собирал растения. Был изучен участок 10×15 км с координатами 75° 8—12′ с. ш. и 106°40′—107°10′ в. д. Кроме того, обследована изолированная гора высотой 350 м над ур. м. — Титкоу-Нетти, расположенная между Таймырским озером и цепями Бырранга. На этой горе обнаружено всего около 70 видов. Основной обследованный участок находится на р. Малахай-Тари[1] в 60 км от восточной оконечности Таймырского озера, куда впадает р. Бикада. Во флористической литературе эта река более известна под названием Яму-Нера, нижняя половина которой была обследована А. И. Толмачевым (1932—1935) и стала территорией одной из первых конкретных флор в понимании этого автора. Толмачев нашел на Яму-Нере 164 вида. В настоящее время на р. Бикада в районе исследований Толмачева находится стационар Института сельского хозяйства Крайнего Севера, исследующий акклиматизацию овцебыков. В равнинно-увалистом районе стационара изучена растительность (Рапота, 1979) и выявлена флора, насчитывающая 217 видов.

Настоящая статья посвящена флоре предгорий Бырранга. Район исследований включает возвышенность Дюдытти-Нетти высотой до 450 м над ур. м. и широкую (около 10 км) долину р. Малахай-Тари. Река расходится здесь на множество русел. Пойма сплошь галечниковая с разной степенью задерненности. На галечниках низкой поймы обитают *Chamerion latifolium*, *Poa pratensis* ssp. *alpigena*, *Leymus ajanensis*, *Astragalus richardsonii*, *Melandrium affine*, *Crepis nana*, *Artemisia tilesii*, *Papaver radicatum*, *Arabis petraea* ssp. *umbrosa*, *Oxyria digyna*, *Taraxacum ceratophorum*, *Nardosmia gmelinii*, *Trisetum spicatum*, *Festuca rubra* ssp. *arctica*, *Cochlearia arctica* и др. На илисто-галечниковых участках возвышенной поймы к перечисленным видам добавляются *Carex maritima*, *Deschampsia cespitosa* ssp. *brevifolia*, *Pedicularis verticillata*, *Oxytropis sordida*, *O. middendorffii*; здесь же встречаются невысокие (20—30 см) куртинки *Salix reptans*. В пойменных болотцах-озерках по днищам временных проток имеются заросли *Arctophila fulva*, *Sparganium hyperboreum*, *Senecio congestus*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Pleuropogon sabinii*, в воде — кочки *Carex saxatilis*.

На низких террасах развиты осоково-моховые болота: бугорковатые (с фоном *Carex aquatilis* ssp. *stans* и редкой *Salix reptans*) и грядово-мочажинные (с площадью мочажин 80—100 м^2). На грядах фон создают зеленые мхи. Из цветковых растений на грядах отмечены *Salix reptans*, *S. pulchra*, *Polygonum viviparum*, *Ranunculus lapponicus*, *Saxifraga nelsoniana*, *Astragalus umbellatus*, *A. alpinus* ssp. *arcticus*, *Luzula confusa*, *Papaver minutiflorum*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Valeriana capitata*, *Parrya nudicaulis*, *Cassiope tetragona*, *Poa arctica*, *Carex aquatilis* ssp. *stans*, изредка *Saxifraga hirculus*.

На слегка приподнятых участках днища долины р. Малахай-Тари развиты кустарничково-моховые тундры. Разреженный кустарниковый ярус (5—15 см выс.) слагают *Salix pulchra* и *Betula nana* с незначительной примесью *Salix reptans*. Этот ярус практически сливается с травяно-кустарничковым ярусом из *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Cassiope tetragona*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Calamagrostis holmii*, *Carex bigelowii* ssp. *arctisibirica*, *Luzula confusa*, *Festuca* sp., *Minuartia arctica*, *M. macrocarpa* и др.

Склончики надпойменных террас около 1.5 м выс. покрыты мезоморфной растительностью с кустами *Salix lanata* до 60—80 см выс.

На надпойменной террасе развиты парковые злаково-разнотравные ивняки высотой 40—60 см из *Salix reptans* с примесью *S. glauca*, *S. lanata*, *S. alaxensis*. В травяном ярусе в них обычны *Arctagrostis arundinacea*, *Trisetum sibiricum* ssp. *litorale*, *Calamagrostis neglecta*, *Poa pratensis* ssp. *alpigena*, *Astra-*

---

[1] В 1980 г. авторы вновь посетили этот район и за 4 дня дополнили список (около 30 видов) и описание растительного покрова.

galus alpina, *A. umbellatus*, *Pedicularis oederi*, *P. sudetica*, *P. capitata*, *Myosotis asiatica*, *Valeriana capitata*, *Polygonum viviparum*, *Saussurea tilesii*, *Saxifraga cernua*, *S. hieracifolia*, *Taraxacum ceratophorum* и др. Обширные участки надпойменной террасы отграничены протоками в виде плоских островов, которые в максимум паводка заливаются водой на непродолжительное время. На этих островах богато представлены бобовые, а также *Pedicularis verticillata*, *Valeriana capitata*, *Stellaria ciliatosepala*, *Poa arctica*, *Armeria maritima* ssp. *arctica* и др. На сравнительно возвышенных участках роль кустарниковых ив падает, а мхов — возрастает.

Вдоль края II надпойменной террасы высотой 3 м обычно распространены моховые участки со стелющимися *Salix pulchra* и *Betula nana* и со значительным количеством *Vaccinium vitis-idaea* — крайне редким видом. Уже на незначительном удалении от края террасы (20—40 м) моховые участки с *Senecio atropurpureus*, *Calamagrostis holmii*, *Pedicularis lapponica*, *Polygonum viviparum*, *Pyrola grandiflora* перемежаются с округлыми пушицево-осоковыми мочажинами с *Eriophorum scheuchzeri*, *Carex aquatilis* ssp. *stans*, *Hierochloë pauciflora*, *Pedicularis albolabiata* и пятнами сфагнов. Местами они имеют облик нарастающих бугорков до 1 м в диам., на которых довольно обычны *Poa arctica* и *Dryas octopetala* ssp. *punctata*.

На скатах (3—5°) предгорных увалов, особенно к озерам, обычны заросли низких, но густых моховых ивняков с *Valeriana capitata*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Saxifraga hieracifolia*, *S. hirculus*, *S. nelsoniana*, *Ranunculus affinis*, *Pedicularis capitata*, *P. oederi*, *Astragalus umbellatus*, *Polygonum viviparum*, *Nardosmia frigida*, *Cardamine pratensis*, *Carex aquatilis* ssp. *stans*, *Eriophorum polystachyon*. На более крутых участках склонов существуют луговины. На южных склонах покрытие в них достигает 95—100%, но фоновым растением, как правило, выступает все та же *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, к которой примешаны *Salix polaris* и *Vaccinium vitis-idaea*.

На некоторых подножьях склонов долго, иногда до августа, залеживается снег. В таких местах сформировалась нивальная растительность, включающая *Ranunculus pygmaeus*, *R. nivalis*, *Salix polaris*, *Lloydia serotina*, *Minuartia arctica*, *Eritrichium villosum*, *Erigeron eriocephalus*, *Parrya nudicaulis*, *Oxyria digyna*, *Valeriana capitata*, *Lagotis glauca* ssp. *minor*, *Nardosmia gmelinii*, *Eutrema edwardsii*, *Saxifraga hyperborea*, *S. cernua*, *Carex tripartita*, *Saussurea tilesii*, *Myosotis asiatica*, *Novosieversia glacialis* и др. Нивальная растительность весьма разнообразна как по структуре, так и по наборам видов. На одном нивальном подножье холма в долине ручья, где имелись большие пятна сырого опесчаненного мелкозема, было найдено 40 видов — наиболее богатая группировка, включающая, кроме названных выше, *Ranunculus turneri*, *Potentilla hyparctica*, *Taraxacum arcticum*, *Alopecurus alpinus*, *Artemisia tilesii*, *Draba* sp., *D. hirta*, *Cerastium regelii*, *Trisetum spicatum*, *Pedicularis oederi*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Saxifraga hieracifolia*, *S. hirculus*, *S. cespitosa*, *Juncus biglumis*, *Poa arctica*, *P. pratensis* ssp. *colpodea*, *Stellaria fischerana*, *Deschampsia cespitosa* ssp. *borealis*, *Dupontia fisheri*, *Arctagrostis arundinacea*, *Saussurea tilesii*, *Melandrium affine*, *Astragalus umbellatus*, *A. alpinus* ssp. *arcticus*, *Polygonum viviparum*, *Salix reptans*, *S. arctica*. Большинство названных видов не является типично нивальными, и весь участок носит скорее нивально-луговинный характер (благодаря постоянно влажному субстрату), чем просто нивальный или просто луговинный. Однако процесс нивации, заключающийся в образовании и перемещении ила под тающим снежником, в этом месте совершенно очевиден.

Некоторые нивальные луговины на подножьях склонов (3—10°) к ручьям имеют фоновым видом *Salix polaris*, образующим изумрудные коврики. Иногда в этих луговинах обильна (до 50% покрытия) *Salix lanata*. В подобных луговинах вполне обычны *Caltha arctica*, *Equisetum arvense*, *Draba pilosa*, *Cardamine microphylla*, *Nardosmia frigida*, *Rumex arcticus* и другие гигро- и мезофиты.

Примечательной особенностью долины р. Малахай-Тари является наличие двух массивов высокорослой (1.5—2.0 м, отдельные экземпляры имеют древовидный облик и высоту до 3 м) *Salix alaxensis*.[2] Эти массивы расположены по долинкам небольших ручьев у подножья гор; один из них имеет площадь 100 ×500 м. Под пологом ив обитают *Saxifraga nelsoniana*, *Valeriana capitata*, *Myosotis asiatica*, *Potentilla stipularis*, *Ranunculus turneri*, *Pachypleurum alpinum*, а также очень редкие в данном районе *Potentilla crantzii*, *Saussurea pseudoangustifolia*, *Polemonium acutiflorum*. В прогалинах в ивняках обычны *Leymus ajanensis*, *Astragalus umbellatus*, *A. alpinus* ssp. *arcticus*, *Oxytropis middendorffii*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Polygonum viviparum*, *Chamerion latifolium*, *Erigeron eriocephalus*. К *Salix alaxensis* примешаны *S. lanata*, *S. glauca* и *S. hastata*. Массивы ивы аляскинской расположены практически в пределах приречной равнины. Зимой они безусловно заносятся снегом, забивающим неглубокие долинки полностью.

По соседству с ивняками на возвышенных участках предгорной равнины распространены бугорковато-пятнистые ерниково-моховые тундры с *Salix pulchra*, *S. reptans*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Valeriana capitata*, *Senecio atropurpureus*, *Parrya nudicaulis*, *Arctagrostis latifolia*, *Stellaria ciliatosepala*, *Saxifraga nelsoniana*, *Pedicularis hirsuta*, *Cassiope tetragona*, *Polygonum bistorta* ssp. *ellipticum*, *Luzula nivalis*, *Calamagrostis holmii*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Pyrola grandiflora*; на голых пятнах обильны *Festuca brachyphylla*, *Juncus biglumis*, *Minuartia macrocarpa*. Здесь же имеются округлые сырые пятна в слабых понижениях диаметром до 5—8 м с пушичниками. Большие ровные участки с приповерхностным залеганием каменистого субстрата заняты кассиопово-лишайниковыми и дриадово-кассиоповыми тундрами с покрытием растительности до 90% (остальные 10% — торчащие камни) с обилием *Novosieversia glacialis*, *Luzula nivalis*, *Saxifraga serpyllifolia* и др.

На участках с тяжелыми почво-грунтами существуют полигонально-валиковые тундровые болота. В мочажинах господствуют *Carex aquatilis* ssp. *stans* и *Eriophorum polystachyon* с примесью *Carex saxatilis* ssp. *laxa*, *C. chordorrhiza*, *Eriophorum russeolum*, *Dupontia fisheri*, *Hierochloë pauciflora*, *Pedicularis albolabiata*. На возвышениях растут *Salix pulchra*, *S. reptans*, *Carex bigelowii* ssp. *arctisibirica*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Luzula confusa*, *L. nivalis*, *Parrya nudicaulis*, *Saxifraga hirculus*, *Pyrola grandiflora*, *Ranunculus lapponicus*, *Senecio atripurpureus*.

На пологих участках подножий гор с невыраженным или бугорковатым нанорельефом местами существуют сырые низкокустарниковые моховые тундры. Здесь почти полностью выпадают кустарнички и почти исчезает *Betula nana*, однако увеличивается покрытие *Salix reptans*. Эти тундры разбиты многочисленными полосами делей, простирающихся вдоль склонов. На них преобладают *Carex aquatilis* ssp. *stans*, *C. saxatilis* ssp. *laxa*, *Eriophorum polystachyon*, *Dupontia fisheri*. Выше на более крутых участках склонов распространены щебнисто-пятнистые травяно-дриадово-моховые тундры с *Salix arctica*, *Carex bigelowii* ssp. *arctisibirica*, *C. misandra*, *Arctagrostis arundinacea*, *Alopecurus alpinus*, *Saxifraga flagellaris*, *S. hirculus*, *S. bronchialis* ssp. *funstonii*, *Minuartia arctica*, *M. macrocarpa*, *M. rubella*. На некоторых местах обильны *Thalictrum alpinum* и *Astragalus alpinus* ssp. *arcticus*.

На низких отрогах шлейфов гор, выступающих на приречную равнину, на южных склонах иногда встречаются красочные мезофитные сомкнутые луговины с обильными *Myosotis asiatica*, *Potentilla hyparctica*, *P. crantzii*, *Pachypleurum alpinum*, *Ranunculus turneri*, *Artemisia tilesii* и др. На подобных отрогах песцы роют норы, близ которых массово развиваются *Cerastium maximum*, *Melandrium affine*, *Ranunculus affinis*, *Arnica iljinii* и др.

---

[2] Об этих массивах сообщил В. Д. Дибнер (1961), ошибочно определив эдификаторный вид как *Salix lanata*. Эта ошибка получила широкое распространение в литературе.

На немного более высоких гипсометрических уровнях (по сравнению с отрогами шлейфов) нередко обнаруживаются обширные скаты с крутизной 3—5°, занятые бугорковато-пятнистыми дриадово-осоковыми тундрами. Только в них найден *Eriophorum vaginatum*, тогда как на более низких уровнях этот обычнейший тундровый вид не был обнаружен, несмотря на большое количество, казалось бы, подходящих для него местообитаний. На этих скатах наблюдалось удивительно ровное чередование бугорков и пятен с общим покрытием растительности около 60%. Здесь уже не росли *Betula nana* и *Salix lanata*. Доминировали *Dryas octopetala* ssp. *punctata* (cop_1) и *Carex bigelowii* ssp. *arctisibirica* (cop_2); в числе других видов *Salix pulchra*, *S. reptans*, *Melandrium apetala*, *Novosieversia glacialis*, *Festuca brachyphylla*, *Saxifraga nelsoniana*, *S. foliolosa*, *S. cernua*, *Stellaria ciliatosepala*, *Astragalus umbellatus*, *Cassiope tetragona*, *Parrya nudicaulis*, *Minuartia macrocarpa*, *Eutrema edwardsii*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Polygonum bistorta* ssp. *ellipticum*, *Pedicularis verticillata*, *P. oederi*, *Equisetum arvense*, *Arctagrostis latifolia*, *Poa arctica*, *Papaver* sp., *Luzula nivalis*, *Carex misandra*.

Каменистые осыпи населяют камнеломки (*Saxifraga bronchialis* ssp. *funstonii*, *S. cespitosa*, *S. nivalis*, *S. tenuis*), крупки (*Draba nivalis*, *D. glacialis*, *D. pilosa*, *D. hirta*, *D. fladnizensis*, *D. subcapitata*), *Arabis petraea* ssp. *umbrosa*, *Oxytropis nigrescens*.

В трещинах скал обитают *Cystopteris fragilis*, *Carex rupestris*, *Rhodiola rosea*, *Silene paucifolia*, *Androsace bungeana*, *A. triflora*, *Minuartia rubella*, *M. arctica*, *Cerastium beeringianum* ssp. *bialynickii*, *Lloydia serotina*, *Potentilla uniflora*, *Saxifraga bronchialis* ssp. *funstonii*, *S. cespitosa*.

На пустынных плоских каменистых вершинах (350—400 м над ур. м.) растут *Saxifraga serpyllifolia*, *Novosieversia glacialis*, *Potentilla uniflora*, *Poa paucispicula*.

Список растений района правобережья р. Малахай-Тари в 25 км от устья

Huperzia selago (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. ssp. *arctica* (Tolm.) A. et D. Löve
Equisetum arvense L.
Cystopteris fragilis (L.) Bernh.
Sparganium hyperboreum Laest. ex Beurl.
Alopecurus alpinus Smith
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.
H. pauciflora R. Br.
Calamagrostis holmii Lange
C. lapponica (Wahlenb.) C. Hartm.
C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb.
Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal
A. latifolia (R. Br.) Griseb.
Deschampsia cespitosa (L.) Beauv. ssp. *borealis* (Trautv.) A. et D. Löve
D. cespitosa (L.) Beauv. ssp. *brevifolia* (R. Br.) Tzvel.
Trisetum sibiricum Rupr. ssp. *litorale* Rupr. ex Roshev.
T. spicatum (L.) K. Richt.
Pleuropogon sabinii R. Br.
Poa arctica R. Br.
P. paucispicula Scribn. et Merr.
P. pratensis ssp. *alpigena* (Blytt) Hiit.
P. pratensis ssp. *colpodea* (Th. Fries) Tzvel.
Phippsia algida (Soland.) R. Br.
P. concinna (Th. Fries) Lindeb.
Dupontia fisheri R. Br.
D. fisheri R. Br. ssp. *psilosanta* (Rupr.) Hult.
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.
Festuca auriculata Drob.
F. brachyphylla Schult. et Schult. fil.
F. rubra L. s. str.
F. rubra L. ssp. *arctica* (Hack.) Govor.
F. vivipara (L.) Smith
Bromopsis pumpelliana (Scribn.) Holub ssp. *arctica* (Shear) Tzvel.
Leymus ajanensis (V. Vassil.) Tzvel.
Eriophorum callitrix Cham.
E. polystachyon L.
E. russeolum Fries
E. scheuchzeri Hoppe.
E. vaginatum L.
Kobresia myosuroides (Vill.) Fiori et Paol.
Carex aquatilis Wahlenb. ssp. *stans* (Drey.) Hult.
C. bigelowii Torr. ex Schein. ssp. *arctisibirica* (Jurtz.) A. Löve
C. chordorrhiza Ehrh.
C. maritima Gunn.
C. misandra R. Br.
C. rariflora (Wahlenb.) Smith
C. rotundata Wahlenb.
C. rupestris All.
C. saxatilis L. ssp. *laxa* (Trautv.) Kalela
C. tripartita All.
C. vaginata Tausch ssp. *quasivaginata* (Clarke) Malysch.
Juncus biglumis L.
J. triglumis L.
J. castaneus Smith
Luzula confusa Lindeb.
L. nivalis (Laest.) Spreng.
Lloydia serotina (L.) Reichenb.
Salix alaxensis Cov.

S. arctica Pall.
S. fuscescens Anderss.
S. glauca L.
S. hastata L.
S. lanata L. ssp. *richardsonii* (Hook.) A. Skvortz.
S. polaris Wahlenb.
S. pulchra Cham.
Betula nana L. s. str.
Oxyria digyna (L.) Hill
Rumex arcticus Trautv.
Polygonum bistorta L. ssp. *ellipticum* (Willd. ex Spreng.) Petrovsky
P. viviparum L.
Stellaria ciliatosepala Trautv.
S. crassifolia Ehrh.
S. edwardsii R. Br.
S. fischerana Sér.
Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht. s. str.
C. beeringianum ssp. *bialynickii* (Tolm.) Tolm.
C. jenisejense Hult.
C. maximum L.
C. regelii Ostenf.
Sagina intermedia Fenzl
Minuartia arctica (Stev. ex Ser.) Graebn.
M. biflora (L.) Schinz et Thell.
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf.
M. rubella (Wahlenb.) Hiern
Silene paucifolia Ledeb.
Melandrium affine (J. Vahl ex Fries) J. Vahl
M. apetalum (L.) Fenzl
Caltha arctica R. Br. ssp. *cespitosa* (Schipcz.) Khokhr.
Ranunculus affinis R. Br.
R. borealis Trautv.
R. lapponicus L.
R. gmelinii DC.
R. hyperboreus Rottb.
R. nivalis L.
R. pygmaeus Wahlenb.
R. sulphureus C. J. Phipps
R. turneri Greene
Thalictrum alpinum L.
Corydalis arctica M. Pop.
Papaver lapponicum (Tolm.) Nordh. ssp. *orientale* Tolm.
P. minutiflorum Tolm.
P. paucistaminum Tolm. et Petrovsky
P. pulvinatum Tolm.
P. radicatum Rottb.
Erysimum pallasii (Pursh) Fern.
Cardamine bellidifolia L.
C. microphylla Adams
C. pratensis L. ssp. *angustifolia* (Hook.) O. E. Schulz
Cochlearia arctica Schlecht. ex DC.
C. arctica ssp. *oblongifolia* (DC.) Petrovsky
Braya purpurascens (R. Br.) Bunge
Eutrema edwardsii R. Br.
Parrya nudicaulis (L.) Regel
Arabis petraea (L.) Lam. ssp. *umbrosa* (Turcz.) Tolm.
A. petraea ssp. *septentrionalis* (N. Busch) Tolm.
Draba cinerea Adams
D. fladnizensis Wulf.
D. glacialis Adams
D. hirta L.
D. macrocarpa Adams
D. nivalis Liljebl.
D. pilosa DC.
D. pseudopilosa Pohle
D. subcapitata Simm.
Rhodiola rosea L.
Saxifraga bronchialis L. ssp. *funstonii* (Small) Hult.
S. cespitosa L.
S. cernua L.
S. flagellaris Willd. ex Sternb.
S. foliolosa R. Br.
S. hieracifolia Waldst. et Kit.
S. hirculus L.
S. hyperborea R. Br.
S. nelsoniana D. Don
S. nivalis L.
S. oppositifolia L.
S. serpyllifolia Pursh
S. tenuis (Wahlenb.) H. Smith ex Lindm.
Chrysosplenium alternifolium L.
?*C. alternifolium* ssp. *tetrandrum* (Lund) Hult.
Potentilla arenosa Juz.
P. crantzii (Crantz) G. Beck ex Fritsch
P. hyparctica Malte
P. nivea L.
P. stipularis L.
P. uniflora Ledeb. (вкл. *P. vahliana* Lehm.)
Novosieversia glacialis (Adams) F. Bolle
Dryas octopetala ssp. *punctata* (Juz.) Hult.
D. octopetala ssp. *punctata* var. *kamtschatica* (Juz.) Ju. Kozhevn.
Astragalus alpinus L.
A. alpinus ssp. *arcticus* (Bunge) Hult.
A. norvegicus Web.
A. richardsonii Sheld.
A. umbellatus Bunge
Oxytropis mertensiana Turcz.
O. middendorffii Trautv.
O. nigrescens (Pall.) Fisch.
O. sordida (Willd.) Pers.
Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz et Thell.
Chamerion latifolium (L.) Holub
Epilobium davuricum Fisch. ex Hornem. var. *arcticum* (Sam.) P. H. Raven
Hippuris vulgaris L.
Pachypleurum alpinum Ledeb.
Pyrola grandiflora Radius
Ledum palustre L. ssp. *decumbens* (Ait.) Hult.
Vaccinium uliginosum L.
V. vitis-idaea ssp. *minus* (Lodd.) Hult.
Cassiope tetragona (L.) D. Don
Androsace bungeana Schischk. et Bobr.
A. septentrionalis L.
A. triflora Adams
Armeria maritima (Mill.) Willd. ssp. *arctica* (Cham.) Hult.
?*Polemonium acutiflorum* Willd. ex Roem. et Schult.
P. boreale Adams
Eritrichium villosum (Ledeb.) Bunge
Myosotis asiatica (Vestergren) Schischk. et Serg.
Thymus serpyllum L. s. l.
Lagotis glauca Gaertn. ssp. *minor* (Willd.) Hult.
Pedicularis albolabiata (Hult.) Ju. Kozhevn.
P. amoena Adams ex Stev.
P. capitata Adams
P. dasyantha (Trautv.) Hadač

P. hirsuta L.
P. lapponica L.
P. oederi Vahl
P. sudetica Willd. s. l.
P. verticillata L.
Valeriana capitata Pall. ex Link
Erigeron eriocephalus J. Vahl
Arnica iljinii (Maguire) Iljin
Antennaria villifera Boriss.
A. villifera var. *angustifolia* Ju. Kozhevn.
Artemisia borealis Pall.
A. tilesii Ledeb.
Nardosmia frigida (L.) Hook.
N. gmelinii Turcz. ex DC.
Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch.
S. congestus (R. Br.) DC.
S. resedifolius Less.
Saussurea pseudoangustifolia Lipsch. (определение подтверждено С. Ю. Липшицем).
S. tilesii (Ledeb.) Ledeb.
Crepis nana Richards.
Taraxacum arcticum (Trautv.) Dahlst.
T. ceratophorum (Ledeb.) DC.

Приведенный список включает 192 вида (некоторые представлены двумя подвидами). По-видимому, он не исчерпывает богатство флоры юго-восточной части гор Бырранга, особенно если учесть кратковременность сборов. На эту же мысль наводит сочетание видов, которые, казалось бы, не способны произрастать в столь высоких широтах (*Hippuris vulgaris*, *Ranunculus turneri*, *Thymus serpyllum*, *Salix alaxensis*, *S. hastata* и др.), и аборигенов высокой Арктики (*Astragalus richardsonii*, *Draba subcapitata*, *Phippsia concinna* и др.). Существование массивов крупных ивняков свидетельствует о том, что в горах Бырранга могут быть найдены еще многие относительно южные виды в реликтовом состоянии. Находка *Saussurea pseudoangustifolia* — первая в Арктике. Ее ближайшее местонахождение — на юге гор Путорана. *Potentilla crantzii* собрана на своем восточном пределе распространения. С этим согласуется наличие типового подвида *Betula nana*, а не ssp. *exilis*. Наоборот, *Cardamine microphylla* обнаружен здесь на западном пределе распространения.

Обращает на себя внимание отсутствие в списке таких видов, как *Arctous alpina*, *Empetrum nigrum*, *Diapensia lapponica*, которые, вероятно, могут быть обнаружены в горах. Эта первая флористическая поездка в горы Бырранга показала, что флора там не является столь бедной, как кажется по данным соседних равнинных районов. Флора Бырранга несомненно таит много неожиданностей и еще ждет исследователей.

ЛИТЕРАТУРА

Дибнер В. Д. (1961). Заросли ивы мохнатой за 75-й параллелью. Изв. ВГО, 93, 4. — Рапота В. В. (1979). Пастбищные сезоны и обеспечение овцебыков естественными кормами в условиях изгородного выпаса на Таймыре. В кн.: Проблемы охраны и хозяйственного использования ресурсов диких животных енисейского севера. Новосибирск. — Толмачев А. И. (1932—1935). Флора центральной части Восточного Таймыра. Тр. полярн. комисс. АН СССР, 8.

Институт сельского хозяйства
Крайнего Севера,
Норильск,
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 IV 1980.

УДК 581.9 (571.56)

Д. И. Берман, В. А. Брюханов, В. Г. Гельман, Е. И. Короткова

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ И ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ДВУХ ДОМИНАНТОВ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА РЕЛИКТОВОЙ СТЕПИ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЯКУТИИ

D. I. BERMAN, V. A. BRUKHANOV, V. G. GELMAN, E. I. KOROTKOVA. THE DISTRIBUTION AND RELATIONS OF THE TWO DOMINANTS OF THE VEGETATIONAL COVER IN RELICT STEPPE OF NORTH-EASTERN YAKUTIA

Проведен статистический анализ распределений кратчайших расстояний между особями доминантов реликтовой степи — *Potentilla arenosa* и *Artemisia pubescens* — на четырех экологически различных участках. Показана независимость пространственного размещения этих видов, на основании чего делается вывод о нейтральном характере их взаимоотношений. Изменение соотношения проективного покрытия доминантов от участка к участку связывается с экологическими, а не фитоценотическими условиями.

Изучение интегральных характеристик экосистем (суммарных величин биомассы, продуктивности, вещественных и энергетических потоков и т. д.) должно сопровождаться исследованием конкретных взаимоотношений хотя бы массовых в данном сообществе видов, от которых как от носителей основных регуляторных функций зависит в большинстве случаев существование систем. Особый интерес представляет изучение экологии и взаимоотношений доминантных видов в реликтовых сообществах, что может помочь в выявлении причин, способствующих их сохранению.

В предлагаемой работе сделана попытка выявления характера межвидовых взаимоотношений доминантов растительного покрова (*Potentilla arenosa* и *Artemisia pubescens*) степных фитоценозов Северо-Востока Якутии на основе анализа статистических показателей их взаимного пространственного размещения. Степные участки, встречающиеся по долинам Яны, Индигирки, Колымы и на Чукотке в географической обстановке горной лесотундры, по общему мнению исследователей, представляют собой плейстоценовые реликты (Шелудякова, 1938, 1957; Караваев, 1945, и др.).

Работа проведена в июне—августе 1975 г. в окрестностях пос. Балаганнах (30 км вверх по р. Нере от впадения ее в р. Индигирку) на степном склоне правого борта долины. Подробное описание территории приведено в работе М. Н. Караваева и Л. А. Добрецовой (1964).

На степном склоне, крутизна которого убывает сверху вниз, было выбрано 4 экологически различных участка. От верхнего участка (*I*) к нижнему (IV) увеличивается общее проективное покрытие растительности от 28—30 до 50—55%, причем у лапчатки оно растет, а у полыни, наоборот, — убывает; третий и четвертый участки по покрытию полыни различаются недостоверно (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Проективное покрытие доминантов на четырех участках ($M \pm 2\sigma_m$, %)

Доминанты	I участок	II участок	III участок	IV участок
Artemisia pubescens	21.5±1.7	17.3±1.1	11±1.1	12±0.8
Potentilla arenosa	4.5±0.6	15.7±1.2	26±1.1	36±0.8

Покрытие определялось измерением суммарных площадей (с помощью линейки), занятых растениями каждого вида на круговых площадках (по

1 м²) в 20 повторностях на участок. На верхнем участке, отличающемся подвижностью грунта, большей скелетностью и очень низкой влажностью почвы (2—3%), растительный покров практически целиком состоит из полыни и лапчатки; на нижнем участке, занимающем конус выноса, почва которого содержит значительное количество мелкозема и имеет несколько более высокую влажность (6—10%), в сложении растительного покрова принимает участие ряд других видов (*Poa attenuata*, *Helictotrichon krylovii*, *Pulsatilla multifida* и др.), суммарное покрытие которых не превышает 10%. Второй и третий участки по местоположению, характеру почвы и обилию лапчатки и полыни занимают промежуточное положение. Каждый из участков, как будет показано ниже, имеет однородный растительный покров, что свидетельствует о выровненности экологических условий в их пределах. Таким образом, на выбранных площадях доминанты находятся в разных условиях и их количественное соотношение различно.

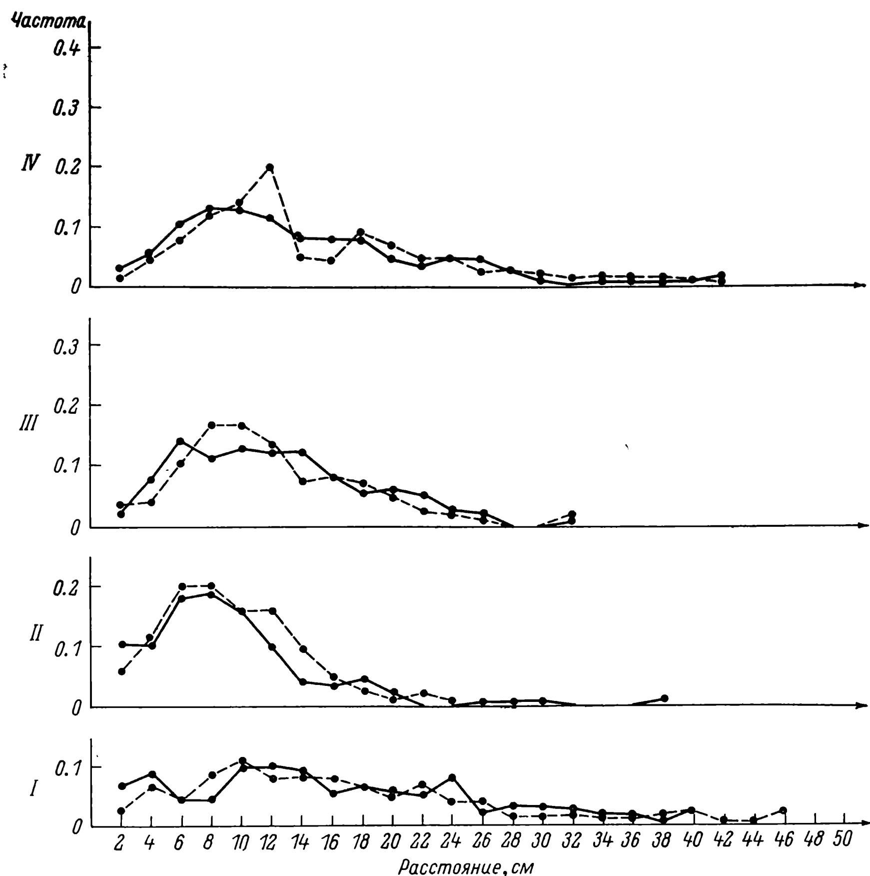
Potentilla arenosa — лапчатка песчанистая, «экотип» *P. nivea* L. (Караваев, 1945). Лугово-степной вид (Юрцев, 1974), многолетник розеточного типа. Возобновление осуществляется семенным и вегетативным путем. Встречается на сухих лугах, в луговых степях, на песчаных и щебнистых степных склонах; в Центральной Якутии известен из сухих сосновых и лиственничных лесов (Караваев, 1958). *Artemisia pubescens* — полынь пушистая. Близка к монгольско-южносибирскому виду *A. commutata*. Характерный компонент степей северо-восточной Якутии с *Helictotrichon krylovii* (Караваев, 1945). Стержнекорневой многолетник, образующий каудекс, размножается семенами.

На каждом участке проводили оценку пространственного размещения лапчатки и полыни методом Хопкинса (Hopkins, 1954, по: Василевич, 1969), несколько модифицированным нами. Сущность метода состоит в сравнении фактических распределений частот кратчайших расстояний между особями исследуемых видов с распределением частот кратчайших расстояний от случайных точек до особей тех же видов; распределения от случайных точек принимаются за ожидаемые. Форма ожидаемого распределения определяется обилием вида и характером его собственного размещения в ценозе. Идентичность фактического и ожидаемого распределений означает случайность, независимость взаимного пространственного размещения особей исследуемых видов. Различие распределений, напротив, свидетельствует о межвидовой ассоциированности.

В методе Хопкинса сравнение распределений проводится по средним величинам, что не совсем корректно. В силу того, что исследуемые распределения обычно далеки от нормальных, они не могут быть однозначно описаны только средними и дисперсиями. Представляется целесообразным для сравнения таких кривых использовать критерии, учитывающие форму распределений, точнее распределение частот по классам расстояний. Мы применяли критерий Колмогорова—Смирнова, отвечающий этому требованию.

В пределах каждого участка измеряли линейкой по 120—200 расстояний: от случайной точки (С) до ближайшей лапчатки ($Л_0$), от С — до ближайшей полыни ($П_0$), от $Л_0$ — до ближайшей полыни ($П_1$) и от $П_0$ — до ближайшей лапчатки ($Л_1$). Расстояния измеряли от границы основания одной особи до границы другой. Случайные точки располагались вдоль размеченных шпагатом трансект с интервалом в 1.5 м; их конкретное положение определялось с помощью таблиц случайных чисел. При совпадении $П_0$ и $П_1$ относительно $Л_0$ (или $Л_0$ и $Л_1$ относительно $П_0$) данные выбраковывались. По материалам измерений строились распределения частот кратчайших расстояний: С—$Л_0$, С—$П_0$, $Л_0$—$П_1$, $П_0$—$Л_1$ (для примера приводим распределения $Л_0$—$П_1$ и С—$П_0$ по четырем участкам — см. рисунок).

Распределения полынь—лапчатка ($П_0$—$Л_1$) и лапчатка—полынь ($Л_0$—$П_1$) тождественны лишь при близких проективных покрытиях растений в сравниваемой паре, при различных покрытиях эти кривые не могут совпадать. Поскольку на всех участках проективное покрытие этих растений сущест-



Полигоны распределения кратчайших расстояний между особями лапчатки и полыни $Л_0$—$П_1$ (*штриховые линии*) и от случайной точки до ближайшей полыни С—$П_0$ (*сплошные линии*).

I—IV — номера участков.

венно различается, необходимы построение и анализ обоих распределений, т. е. $П_0$—$Л_1$, $Л_0$—$П_1$.

Как показали измерения, каждый из выбранных участков характеризуется значительной однородностью растительного покрова, что подтверждается малыми доверительными интервалами (при 95% уровне достоверности) для средних значений проективного покрытия лапчатки и полыни (табл. 1) и для средних расстояний между ними (табл. 2).

Сравнение распределений $Л_0$—$П_1$ и $П_0$—$Л_1$ с соответствующими распределениями от случайной точки (т. е. с С—$П_0$ и С—$Л_0$) по средним

ТАБЛИЦА 2

Характеристики взаимного положения растений на участках

Растения	I участок		II участок		III участок		IV участок	
	M * $\pm 2\sigma_m$	λ **	$M \pm 2\sigma_m$	λ	$M \pm 2\sigma_m$	λ	$M \pm 2\sigma_m$	λ
$Л_0$—$П_1$	15.4±0.8	0.6	8.6±0.6	0.6	11.3±0.8	0.7	18.0±1.0	0.5
С—$П_0$	14.8±0.6		9.1±0.6		12.2±0.6		17.1±0.9	
$П_0$—$Л_1$	20.8±2.2	0.85	9.9±0.8	0.7	7.4±0.6	0.2	5.7±0.4	0.6
С—$Л_0$	20.6±2.8		10.3±0.8		7.6±0.8		6.4±0.4	

* Средние расстояния (в см).
** Критерий Колмогорова—Смирнова для пар видов.

расстояниям и по критерию Колмогорова—Смирнова показало их совпадение. Отсюда следует, что взаимное пространственное размещение особей лапчатки и полыни в исследуемых сообществах имеет случайный характер; это в свою очередь означает отсутствие межвидовой ассоциированности и нейтральность во взаимоотношениях лапчатки и полыни. Таким образом, размещение доминантов на каждом из четырех обследованных участков не контролируется их межвидовыми взаимоотношениями.

Отсутствие взаимодействий, сказывающихся на пространственном расположении особей полыни и лапчатки, быть может, связано с существенно различными сроками вегетации и цветения («разделение среды во времени»). Лапчатка — один из раннецветущих видов степных сообществ северо-восточной Якутии; сумма положительных среднесуточных температур воздуха к моменту цветения составляет вблизи г. Верхоянска всего лишь 157° (Караваев, Скрябин, 1971). К середине июня лапчатка обычно отцветает, тогда как полынь лишь приступает к вегетации.

Взаимозависимый характер изменения покрытия лапчатки и полыни от первого участка к четвертому (лапчатки становится больше, а полыни меньше) при отсутствии межвидовой ассоциированности может быть объяснено лишь разной реакцией этих видов на изменяющиеся по склону экологические условия, вероятно, более всего — влажности.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. Л., Наука.— Караваев М. Н. (1945). Краткий анализ флоры Центральной Якутии. Бот. ж., 30, 2. — Караваев М. Н. (1958). Конспект флоры Якутии. М.; Л., Наука. — Караваев М. Н., Добрецова Л. А. (1964). Краткий очерк растительности реки Неры в ее нижнем течении (бассейн Верхней Индигирки). Бот. ж., 49, 2. — Караваев М. Н., Скрябин С. З. (1971). Овсецовые степи с *Helictotrichon krylovii* (Pavl.) Henrard на крайнем северо-востоке Сибири. Бот. ж., 56, 10. — Шелудякова В. А. (1938). Растительность бассейна р. Индигирки. Сов. бот., 4—5. — Шелудякова В. А. (1957). Степная растительность Якутского Заполярья. Тр. Инст. биологии ЯФ СО АН СССР, 3. — Юрцев Б. А. (1974). Степные сообщества Чукотской тундры и плейстоценовая «тундростепь». Бот. ж., 59, 4.

Институт биологических
проблем Севера ДВНЦ АН СССР,
Магадан.

Получено 21 II 1978.

УДК 582.683.2 (924.16)

В. А. Костина

НОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ *COCHLEARIA OFFICINALIS (BRASSICACEAE)* НА КОЛЬСКОМ ПОЛУОСТРОВЕ

V. A. KOSTINA. A NEW OCCURRENCE OF *COCHLEARIA OFFICINALIS (BRASSICACEAE)* IN THE KOLA PENINSULA

Сообщается о находке *Cochlearia officinalis* в Ловозерских горах — континентальном районе Кольского п-ова. Дается краткая характеристика местообитаний вида.

Представители рода *Cochlearia* L. распространены преимущественно на морских побережьях северного полушария. Лишь некоторые из 25 видов встречаются в горах Европы (Победимова, 1969). Иногда в глубь материка проникает и *Cochlearia officinalis*. Известны, например, находки этого растения на Полярном Урале (Лащенкова, 1976). В Мурманской обл. *C. officinalis* — обычный вид на побережьях Баренцева и Белого морей. Изредка она произрастает на довольно значительном расстоянии от берега моря, расселяясь по долинам рек (Письяукова, 1956). Однако в более континентальных районах Кольского п-ова *C. officinalis* ранее не отмечалась.

Летом 1978 г. во время полевых работ на северной окраине Ловозерского горного массива (запад Кольского п-ова) нами обнаружены две небольшие популяции этого растения.

Одно из местообитаний *C. officinalis* находится в долине левого истока ручья Березового на восточном склоне горы Карнасурт. Бо́льшая часть популяции сосредоточена на участке около 70 м^2, расположенном по берегам небольшого ручейка, берущего начало из-под крупнообломочной россыпи (горно-тундровый пояс, высота около 550 м над ур. м.) и впадающего слева в исток ручья Березового. Отмечена *C. officinalis* и на берегах (обильнее на левом) основного водотока, но на весьма ограниченной площади (около 35 м^2) ниже устья притока. За границей распространения популяции русло основного водотока перекрыто нагромождением крупных обломков, и при его выходе на поверхность ниже завала *C. officinalis* уже не встречается. Нет ее и выше устья притока. Территория, в пределах которой произрастает *C. officinalis*, на 30% покрыта водой, а около 20% приходится на долю каменистых обломков.

Группировка с *C. officinalis* относится к типу разнотравных приручейных луговин. Злаки (*Festuca ovina*, *F. rubra* ssp. *arctica*, *Poa pratensis* ssp. *alpigena*) и осоковые (*Luzula spicata*) не играют значительной роли (обилие их sol). Ведущее положение занимает разнотравье: *Cochlearia officinalis* (cop$_1$ — sp), *Archangelica norvegica*, *Adoxa moschatellina*, *Cerastium glabratum*, *Euphrasia frigida*, *Saxifraga rivularis* (sp.), *Caltha palustris*, *Campanula rotundifolia*, *Epilobium palustre*, *Polygonum viviparum*, *Ranunculus glabriusculus*, *Saxifraga cespitosa*, *S. hieracifolia*, *Saussurea alpina*, *Senecio campestris*, *Solidago lapponica*, *Trollius europaeus* (sol.). Остальные виды весьма малочисленны (rar): *Arabis alpina*, *Castilleja lapponica*, *Chamerion angustifolium*, *Hieracium alpinum*, *Oxyria digyna*. На границе с каменистой россыпью встречаются единичные кусты *Salix glauca* и отдельные кустики *Empetrum hermaphroditum*. Обилие *Arabis alpina*, *Oxyria digyna* и *Poa pratensis* ssp. *alpigena* несколько возрастает на берегу основного водотока. Здесь к перечисленным выше видам примешивается *Myosotys frigida* (sol).

Жизненное состояние популяции *Cochlearia officinalis* вполне удовлетворительное. На площади в 1 м^2 насчитывается до 3—5 генеративных, 10 взрослых вегетативных и 100 ювенильных и молодых вегетативых особей. Проростков очень мало.

Второе местообитание *C. officinalis* находится на западном склоне горы Пьялкинпорр. Оно приурочено к крутым скальным обрывам в верхней части склона (горно-тундровый пояс, высота около 530 м). *C. officinalis* в небольшом количестве отмечена вблизи южной окраины скалистого участка, где обильно течет вода. Она произрастает в трещинах скал и на небольших уступах, покрытых подушками мхов. Вместе с *C. officinalis* здесь встречаются *Agrostis mertensii* ssp. *borealis*, *Cystopteris fragilis*, *Saxifraga cespitosa*, *S. cernua*, *S. hieracifolia*, *S. oppositifolia* (sp), *Deschampsia cespitosa* ssp. *alpina*, *Senecio campestris*, *Taraxacum lapponicum* (sol) и очень редко *Adoxa moschatellina*, *Campanula rotundifolia*, *Chamerion angustifolium*, *Draba* sp., *Geranium sylvaticum*, *Poa alpina*, *Potentilla chamissonis*, *Salix reticulata*, *Saxifraga foliolosa*, *S. nivalis*, *S. rivularis*, *S. tenuis*, *Solidago lapponica*, *Woodsia alpina*. На более крупных уступах найдены единичные экземпляры *Betula tortuosa* и *Juniperis sibirica*.

Популяция *Cochlearia officinalis* представлена главным образом генеративными особями. Очень редки взрослые и молодые вегетативные особи, единичны ювенильные, не обнаружено проростков. Вероятно, такое состояние популяции обусловлено тем, что слишком мало семян задерживается в трещинах и на уступах скал. Скатившиеся вниз семена не могут прорасти (а молодые растения не способны развиваться) из-за высокой конкуренции со стороны злаков, разнотравья и т. д.

Подводя итоги изложенного, следует отметить необычность местообитаний типично приморского (в условиях Мурманской обл.) вида

в континентальном районе в 150 км от берега моря. В Ловозерских горах *C. officinalis* является компонентом растительных группировок, отличающихся по своему составу от приморских луговин и сообществ приморских скал (Бреслина, 1969). Таким образом, новое местонахождение *C. officinalis* существенно дополняет представления об экологии и географии вида на Кольском п-ове.

ЛИТЕРАТУРА

Б р е с л и н а И. П. (1969). Флора и растительность Семи Островов и прилегающего побережья Восточного Мурмана. Тр. Кандалакш. гос. запов., 7. — Л а щ е н к о в а А. Н. (1976). Род *Cochlearia* L. Флора северо-востока европейской части СССР, 3, Л. — П и с ь я у к о в а В. В. (1956). Род *Cochlearia* L. Флора Мурманской области, 3. М.; Л. — П о б е д и м о в а Е. Г. (1969). Обзор рода *Cochlearia* L., 1. Нов. сист. высш. раст., 6.

Полярно-альпийский
ботанический сад-институт,
Кировск, Мурманской обл.

Получено 13 VIII 1979.

УДК 561 (470.51)

В. В. Туганаев, Т. П. Ефимова

ПАЛЕОАГРОЭТНОБОТАНИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В БАССЕЙНЕ РЕКИ ЧЕПЦЫ УДМУРТСКОЙ АССР (X—XIV вв. н. э.)

V. V. TUGANAEV, T. P. EFIMOVA. PALEOAGROETHNOBOTANICAL STUDIES IN THE CHEPTSA RIVER BASIN OF UDMURTIA (X—XIV CENTURIES A. D.)

В X—XI и XIV вв. в бассейне р. Чепцы древнеудмуртские земледельцы возделывали немало культурных растений, из них наибольшее распространение имели полба-двузернянка, рожь посевная, овес посевной, ячмень обыкновенный. К XIV в. наблюдается сокращение посевов мягкой пшеницы. Семена репы и гороха найдены лишь в образцах XIV в. Среди семян культурных растений найдены незначительные количества семян 14 видов сорняков.

В бассейне р. Чепцы на территории северной части Удмуртии давно проводятся археологические изыскания. В некоторых древних памятниках найдены семена и плоды культурных растений, позволяющие составить представление о возделываемых растениях. А. П. Смирнов (1952) в городище Донды-Кар в культурном слое XIV в. обнаружил зерновки ржи, овса, ячменя, пшеницы и полбы-двузернянки, а также земледельческие орудия. Это позволило автору находок сделать вывод о степени земледельческой освоенности бассейна р. Чепцы, населенного в то время древнеудуртскими племенами чепецкой культуры (Владыкин, 1973). Археолог Удмуртского научно-исследовательского института истории, языка, литературы и экономики М. Г. Иванова передала авторам предлагаемой статьи для определения плоды и семена из культурных слоев X—XI и XIV вв. городища Идна-Кар, которое, так же как и Донды-Кар, находится в бассейне р. Чепцы на севере Удмуртии. Результаты проведенного анализа приведены в таблице.

Как видно из таблицы, три культурные растения — рожь, овес и полба (*Secale cereale*, *Avena sativa*, *Triticum dicoccon*) — встречались часто и в большом количестве в образцах X—XI и XIV вв. Обращает на себя внимание также то, что один образец (№ 5) содержит плоды и семена только одного вида, в то время как остальные образцы — по два и более видов. Подобные смешанные посевы в археологических памятниках средневековья — явление довольно обычное. По-видимому, в прошлом посев какого-либо культурного растения всегда содержал значительную примесь

Состав семян и плодов в материалах городища Идна-Кар Удмуртской АССР (X—XIV вв. н. э.)

Вид	Номер образца												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
	X—XI вв.				XIV в.								
Культурные													
Triticum aestivum L.	+++	+++	+++	+++									
T. compactum Host.	+	+	+	+									
T. dicoccon (Schrank) Schuebl.	+++	+++	++	++	++	++	+++	+++	+++	++	+++	++	+++
Secale cereale L.	++	++	++	++		++	+++	+++		+++	++	++	+++
Avena sativa L.	+	+	++	++		++	+++	+++	++	++	+		++
Hordeum vulgare L.	++	++	+	+		+		+		+			
H. laguncuiliforme Bacht. ex. Nikit.		+	+										
Pisum sativum L.									+++				
Brassica rapa L.							++	+++		++			
Сорные													
Centaurea cyanus L.		+											
Chenopodium album L.		++	++										
Elisanthe noctiflora (L.) Rupr.			+										
Erysimum cheiranthoides L.		+											
Festuca pratensis Huds.		+											
Galeopsis ladanum L.		+	+										
Galium aparine L.		+											
Myosotis arvensis (L.) Hill		+											
Poa annua L.			+										
Silene vulgaris (Moench) Garcke		+											
Stachys neglecta Klok.			+										
S. palustris L.			+										
Vicia hirsuta (L.) S. F. Gray													
Viola arvensis Murr.		+											

Примечание. Встречаемость семян и плодов: + в небольшом количестве, ++ в значительном количестве, +++ обильно.

других возделываемых видов. Земледельцы в целях получения устойчивых урожаев либо сознательно высевали смесь различных культурных растений, либо не обладали техническими возможностями для сортировки семян по видам. Смешанные посевы близких в биологическом отношении видов в Удмуртии широко практиковались до недавнего времени. Например, в 30-х гг. текущего столетия в посеве полбы всегда можно было найти значительную примесь нескольких форм полбеных овсов (Прокопьев, 1954). В Глазовском уезде Вятской губернии (т. е. на севере современной Удмуртии) в конце XIX в. значительные площади отводились под так называемую сорицу — смесь ячменя с овсом («Материалы по статистике Вятской губернии», 1893).

Культура ржи для севера Удмуртии также, как и для всей лесной зоны, относительно молода. До X в. она редко встречалась в древнерусских поселениях и лишь в X в. начала преобладать среди остальных культурных растений (Левашова, 1956; Кирьянов, 1958). В лесостепных районах Волго-Камья рожь до появления русских не возделывалась (Туганаев, 1977).

Овес, как и рожь, считается вторичной культурой, вошедшей в посевы в качестве возделываемого растения из сорно-полевого овса (Вавилов, 1965). Экологически и биологически он близок к яровым формам ячменя, ржи, полбы, поэтому мог быть и самостоятельной культурой, но мог и выступать в качестве сопровождающего перечисленных выше культурных растений. Не случайно крестьяне Уфимской губернии даже в XVIII в. еще полагали, что во влажные годы «полба перерождается в овес» (Рычков, 1758). Полба наряду с ячменем — одно из древнейших культурных растений в прикамских и средневолжских районах (Туганаев, 1977). До 30-х гг. ее высевали здесь в значительном количестве. В подзоне южной тайги в пределах Удмуртии полба была приурочена исключительно к карбонатным почвам (Прокопьев, 1954). В бассейне р. Чепцы при господстве трехпольной системы земледелия полбу высевали в незначительных масштабах. Широкое расселение ее в X—XIV вв. в северных районах Удмуртии следует объяснить особенностью подготовки почв под посев при подсечно-огневом земледелии, когда сеяли непосредственно в теплую золу, что вызывало ускоренное развитие растений (особенно начальных этапов органогенеза), и поэтому даже такие теплолюбивые культуры, как полба, карликовая и мягкая пшеницы, успевали вызревать за лето.

Особый интерес представляет нахождение зерновок карликовой пшеницы и бутылковидного ячменя. Первый вид в средневековье и в более ранние периоды в Средней и Западной Европе был одной из широко распространенных культур, и лишь недавно в материалах булгарских городищ XII—XIV вв. Сувара и Булгара были найдены оба вида (Туганаев, Баранов, 1978; Туганаев, Ефимова, 1979). Бутылковидный ячмень, впервые описанный Ф. Х. Бахтеевым (1962) как *Hordeum spontaneum* var. *laduncuIiforme* Bacht., нигде специально не возделывался. Отсутствие зерновок мягкой пшеницы в материалах XIV в. объяснить трудно, но можно предположить, что к этому времени в районе городища Идна-Кар, когда подсечно-огневое земледелие стало вытесняться паровым, вместо мягкой и карликовой пшениц и яровой ржи стали широко культивировать озимую рожь и овес. Так ли это было или не совсем так, сказать пока точно нельзя, новые палеоагроэтноботанические находки могут пролить свет на этот вопрос.

Горох в материалах средневековых городищ, расположенных в лесной зоне в пределах европейской части СССР, не был редок, однако для Удмуртии он указывается впервые.

Некоторые образцы в большом количестве содержали семена репы. Репа в прошлом, особенно в период господства подсечно-огневой системы земледелия, была одним из распространенных культурных растений (Петров, 1968), поэтому не случайно она найдена и в Идна-Каре. По-видимому, подсеки и палы в земледелии рассматриваемого времени применялись часто.

Весьма редко в материалах культурных растений встречаются зачатки сорняков. Отчасти это связано с неправильным взятием образцов археологами. Необходимо семена культурных растений брать вместе с мусором и землей, где можно найти семена и плоды сорных растений, а не выбирать зерновки и семена лишь одних культурных растений. Среди зерновок возделываемых злаков нами выявлены плоды и семена 14 видов сорных растений, но лишь семена *Chenopodium album* встречались в большом количестве. Следует учесть, что сохранность семян большинства видов сорных растений низка, поэтому найденные 14 видов являются показателем высокого флористического богатства посевов древнеудмуртских земледельцев. Засоренность посевов, по всей вероятности, была типичной для подсечно-огневого земледелия.

В первый год посевы были относительно чисты от сорняков, но уже на следующий год роль сорняков сильно возрастала (Куум, 1972). В составе засорителей несколько «южных» видов — *Elisanthe noctiflora* и *Stachys neglecta*, характерных для лесостепных и степных районов. В настоящее время оба вида в бассейне р. Чепцы встречаются исключительно редко и лишь на дерново-карбонатных почвах. Появление теплолюбивых сорняков в столь высоких для них широтах можно связать с культивированием здесь в то время южных видов — полбы, мягкой и карликовой пшениц. По-видимому, семена сорняков на север попали вместе с посевным материалом указанных культурных видов.

Таким образом, в X—XIV вв. в бассейне р. Чепцы возделывалось немало культурных растений. Посевы представляли собой полидоминантные сообщества с незначительным преобладанием одного какого-либо вида. Степень засоренности зависела от возраста поля, на «молодых» она была низкой, на используемых несколько лет — высокой. По своим основным ценотическим параметрам (фитоценотипный состав, доминирование культурных растений) посевы современного и средневекового земледелия принципиально не различаются.

ЛИТЕРАТУРА

Бахтеев Ф. Х. (1962). Новое звено в дикорастущем виде ячменя. Бот. ж., 47, 6. — Вавилов Н. И. (1965). Центры происхождения культурных растений. В кн.: Избр. труды, 5. М.; Л. — Владыкин В. Е. (1973). История Удмуртии с древнейшего периода до середины XVIII века. В кн.: Хрестоматия по истории Удмуртии. Ижевск. — Кирьянов А. В. (1958). История земледелия Новгородской земли X—XV вв. Тр. Новгород. археолог. эксп., 2. — Куум Э. Х. (1972). Развитие земледелия и растениеводства в Эстонии. Тарту. — Левашова В. П. (1956). Сельское хозяйство. Очерки по истории русской деревни X—XII вв. Тр. Гос. истор. муз., 32. — Материалы по статистике Вятской губернии (1893). Глазовский уезд, ч. 1. Вятка. — Петров В. П. (1968). Подсечное земледелие. Киев. — Прокопьев М. П. (1954). Полба. Уч. зап. Удм. гос. пед. инст., 1. Ижевск. — Рычков П. (1758). Письма о земледельстве в Казанской и Оренбургской губерниях. СПб. — Смирнов А. П. (1952). Очерки древней и средневековой истории народов среднего Поволжья и Прикамья. Матер. и иссл. по археологии СССР, 28. — Туганаев В. В. (1977). История культурных, сорных растений и земледелия Волжско-Камского края. Бюл. МОИП, отд. биол., 82, 4. — Туганаев В. В., Баранов Е. И. (1978). Ботанические материалы из средневековых городищ Закамья Татарии (XII—XIV вв. н. э.). Бот. ж., 63, 7. — Туганаев В. В., Ефимова Т. П. (1979). Возделываемые культуры и их засорители в районе средневекового городища Булгар (Татарская АССР). Бот. ж., 64, 9.

Удмуртский государственный университет.

Получено 24 V 1980.

УДК 581.116 : 582.765.2

С. Н. Шереметьев

ИНТЕНСИВНОСТЬ ТРАНСПИРАЦИИ И ЕЕ ВРЕМЕННА́Я ОРГАНИЗАЦИЯ У МУЖСКИХ И ЖЕНСКИХ ОСОБЕЙ *PISTACIA VERA (ANACARDIACEAE)*

S. N. SHEREMETIEV. THE TRANSPIRATION RATE AND ITS TEMPORAL ORGANIZATION IN MALE AND FEMALE PLANTS OF *PISTACIA VERA* (*ANACARDIACEAE*)

В условиях Бадхыза (Туркменская ССР) проведены наблюдения за интенсивностью транспирации у особей разного пола фисташки настоящей. Показан характер транспирации у женских и мужских растений в различных местообитаниях. Приведены данные об изменении интенсивности транспирации в течение суток и в сезоне. Показано, что временна́я организация транспирации неодинакова у особей разного пола.

Настоящим сообщением продолжается публикация результатов исследования водного режима фисташки настоящей в условиях Бадхызского государственного заповедника. В комплексных биологических исследованиях, проводимых в Бадхызе с 1976 г., большое внимание уделяется вопросам водного режима растений, в частности фисташки настоящей. Уже первые наблюдения показали, что женские особи более чувствительны к ухудшению условий среды (Шереметьев и др., 1980).

В задачу настоящей работы входило исследование транспирации у особей фисташки разного пола во времени. Для проверки положенного в основу нашей работы представления, согласно которому мужские и женские особи различаются по проявлению многих процессов жизнедеятельности, был определен ряд морфометрических параметров. Были измерены площади проекций крон разных особей фисташки в резко отличных местообитаниях, площадь листочков и их удельная поверхностная плотность.

Методика исследования

Наблюдения интенсивности транспирации и определение ряда морфометрических параметров проводили у растений фисташки настоящей, обитающих на склонах холмов северной и южной экспозиций. Поскольку в предыдущей работе не было обнаружено различий в водном режиме у растений разного возраста, объектами наблюдений были только средневозрастные деревья (100—200 лет). Интенсивность транспирации определяли методом быстрого взвешивания. Листья брали из средней части кроны деревьев. Исследовали мужские и женские особи одного возраста, одинакового внешнего вида, расположенные недалеко друг от друга на одном уровне на склоне.

Как известно, транспирация является периодическим процессом, поэтому были изучены основные параметры ее суточных ритмов. Эти параметры следующие: время, в которое интенсивность транспирации максимальна (акрофаза, или начальная фаза ритма); наибольшее отклонение от среднего уровня интенсивности транспирации (амплитуда); время, прошедшее между двумя ближайшими акрофазами (период). Эти характеристики суточных ритмов были рассчитаны с помощью Косинор-анализа (Емельянов, 1976). Расчет акрофаз, амплитуд и периодов суточных ритмов позволил получить полезную дополнительную информацию об изменении процесса транспирации в течение суток и в сезоне. Акрофазы и периоды даны в часах, амплитуды — в г/г сыр. веса·ч.

Этот же метод был использован для расчета времени наступления максимальных значений температуры и дефицита влажности воздуха в каждый из дней наблюдений. Для вычислений была использована программа, предложенная И. П. Емельяновым (1976). Программа написана

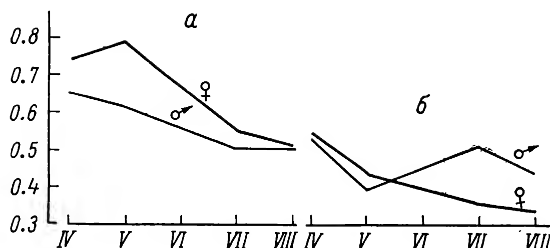


Рис. 1. Сезонный ход интенсивности транспирации листьев у мужских и женских растений фисташки на склонах южной (*а*) и северной (*б*) экспозиций.

На оси абсцисс — месяцы, *на оси ординат* — интенсивность транспирации (г/г·ч).

на языке ГДР-Алгол и реализована на ЭВМ БЭСМ-6 в Ленинградском научно-исследовательском вычислительном центре АН СССР.

Для определения площади проекции кроны были выбраны 40 модельных деревьев, у которых измеряли диаметры проекции кроны в двух направлениях. Вычисления проводили по формуле площади эллипса

$$S \doteq \pi \frac{a \cdot b}{4},$$

где S — площадь проекции кроны, a и b — диаметры проекции кроны. Площадь листьев определяли на миллиметровой бумаге. Удельную поверхностную плотность листьев находили по отношению их сырого веса к площади.

Результаты и обсуждение

Исследования ряда авторов (Заленский, 1940; Рахманина, 1962; Попов, 1971; Чернова, Олехнович, 1975, и др.) показывают, что максимальные значения интенсивности транспирации у фисташки настоящей из разных местообитаний в Западном Копетдаге, Таджикистане, Узбекистане наблюдаются в наиболее засушливые летние месяцы. Наблюдения, проведенные в 1979 г. в Бадхызе, дали иные результаты. Максимальные значения интенсивности транспирации листьев у женских растений, произрастающих на склоне южной экспозиции, наблюдались в мае, у мужских — в апреле (рис. 1, *а*). У растений, обитающих на склоне северной экспозиции, максимальные значения у мужских особей отмечены в апреле и июле, а у женских — в апреле (рис. 1, *б*). Наблюдения на склоне южной экспозиции показали, что интенсивность транспирации у женских особей фисташки в подавляющем большинстве случаев выше, чем у мужских (рис. 1, *а*). Эти различия, как правило, статистически достоверны. Исключением явился август, когда интенсивность транспирации у мужских и женских экземпляров одинакова.

У растений на склоне северной экспозиции резких различий в интенсивности транспирации у особей разного пола в весеннее время не наблюдалось (рис. 1, *б*). В июле и августе мужские деревья теряют воду интенсивнее, чем женские. Но в целом независимо от пола особей и времени года интенсивность транспирации значительно выше у растений на склоне южной экспозиции. Это, очевидно, связано с большей тепловой нагрузкой, приходящейся на листья растений южных склонов. Фисташка здесь, как показали наблюдения, находится в более угнетенном состоянии. Хотя среднее количество деревьев (в расчете на 1 га) больше на южном склоне, однако общая площадь проекций крон деревьев, так же как и средняя площадь проекции кроны одного дерева, здесь примерно вдвое меньше, чем на северном склоне (табл. 1).

Мужские и женские экземпляры фисташки в разной степени чувствительны к ухудшению условий среды. Суммарная площадь проекций крон

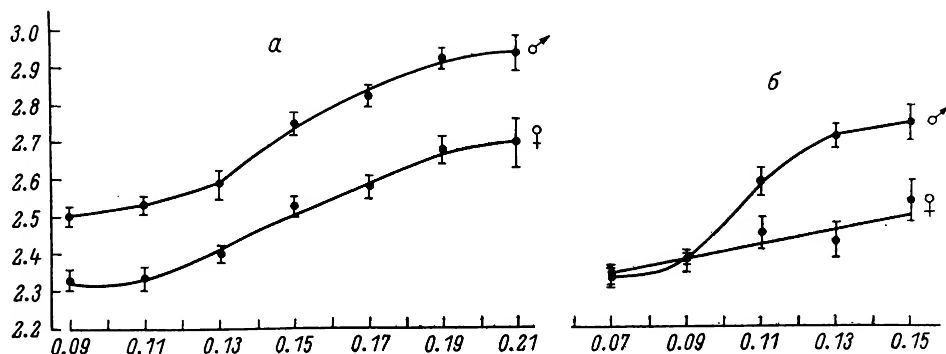


Рис. 2. Связь удельной поверхностной плотности с площадью листочков у мужских и женских растений фисташки на склонах южной (*а*) и северной (*б*) экспозиций.

На оси абсцисс — площадь листовой пластинки (дм²), *на оси ординат* — удельная поверхностная плотность (г/дм²).

(на 1 га) на южном склоне более чем вдвое больше у мужских растений фисташки. Это обусловлено прежде всего уменьшением доли участия женских растений в древостое фисташки в этом местообитании. Кроме того, средняя площадь проекции кроны у женских деревьев составляет здесь только 69.4% от площади проекции кроны мужских особей. В то же время на северном склоне эта величина составляет 82.8%. Средние площади проекций крон мужских и женских деревьев на южном склоне имеют статистически значимые различия. Исходя из этих данных, можно предположить, что женские растения, по-видимому, находятся здесь в более угнетенном состоянии, чем мужские.

В более благоприятных условиях произрастания (на склоне северной экспозиции) все рассматриваемые различия между особями разного пола сглаживаются. Как средняя, так и суммарная площадь проекций крон здесь значительно больше. Внешне растения не выглядят угнетенными.

Хорошим показателем, характеризующим реакцию растений на влияние неблагоприятных факторов среды, может служить удельная поверхностная плотность листьев. Н. Г. Царевская (1978) установила на многих видах, что более ксерофильные растения имеют бóльшую удельную поверхностную плотность листьев (автор определяла ее как отношение сухого веса к площади листа). Анализ этого параметра, полученного нами на листьях фисташки весной (конец апреля—май), показывает, что при одинаковой площади листочков их удельная поверхностная плотность мало различается у растений на противоположных склонах (рис. 2). Более существенные различия мы находим при сравнении этого показателя у осо-

ТАБЛИЦА 1

Количество деревьев и площадь проекции кроны фисташки на склонах северной и южной экспозиций

Пол деревьев	Склон северной экспозиции			Склон южной экспозиции		
	площадь проекции кроны, м²	количество деревьев на 1 га	общая площадь проекций крон на 1 га, м²	площадь проекции кроны, м²	количество деревьев на 1 га	общая площадь проекций крон на 1 га, м²
♂	34.41±3.51	18	619.4	14.62±1.33	32	467.8
♀	28.50±3.01	22	627.0	10.15±0.90	18	182.7
Итого	—	40	1246.4	—	50	650.5
Среднее	31.46	—	—	12.39	—	—

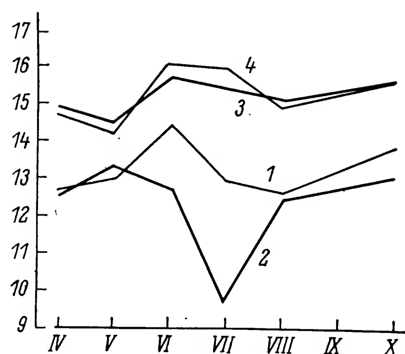


Рис. 3. Изменение положения акрофаз суточных ритмов интенсивности транспирации у мужских (*1*) и женских (*2*) растений фисташки в сезоне. Акрофазы суточных ритмов температуры (*3*) и дефицита влажности (*4*) воздуха.

На оси абсцисс — месяцы, *на оси ординат* — часы суток.

бей разного пола. Обнаруживаемые различия не связаны с содержанием воды, так как оводненность листьев мужских и женских экземпляров примерно одинакова. Они четко выражены на склонах как северной, так и южной экспозиций. Во всех случаях удельная поверхностная плотность листьев больше у мужских растений. Это означает, что мужские растения более ксерофильны.

К этому же выводу приводит нас и анализ изменений интенсивности транспирации во времени у мужских и женских особей фисташки. Проведенный анализ позволил установить акрофазы, амплитуды и периоды суточных ритмов интенсивности транспирации. Было выяснено, что период суточных ритмов интенсивности транспирации у фисташки является довольно стабильным и составляет приблизительно 24 ч. В редких случаях наблюдаются отклонения, но это характерно лишь для начального и конечного этапов вегетации (апрель и октябрь), когда листья еще только распускаются или уже начинают отмирать. Коэффициент вариации наибольший в первый и последний месяцы вегетации (табл. 2). В остальных случаях наблюдается довольно строгая периодичность, приближающаяся к 24 ч.

Вместе с тем расчет акрофаз 24-часового ритма показал, что время наступления максимумов интенсивности транспирации в течение вегетационного сезона меняется. Так, у женских растений в первые три месяца вегетации (апрель—июнь) акрофазы 24-часового ритма отмечаются примерно в полдень (рис. 3). В июле они смещаются на ранние утренние часы, а в последующие месяцы возвращаются к исходному положению. У мужских растений иная картина в изменении положения акрофаз суточных ритмов транспирации в течение сезона. В апреле и мае время наступления максимумов у мужских и женских растений практически совпадает, а затем у мужских особей акрофазы смещаются на более поздние часы. В июле и августе они вновь возвращаются к полудню, но в конце вегетации максимальный уровень транспирации приходится на более позднее время.

Расчет времени наступления максимумов дефицита влажности воздуха также показывает, что оно меняется в течение сезона. Время наступления максимумов температуры воздуха сдвигается к более поздним часам от апреля к июню, затем оно остается практически постоянным. За перемеще-

ТАБЛИЦА 2

Средние значения периодов суточных ритмов интенсивности транспирации (в часах) и коэффициенты их вариации (в процентах) у фисташки настоящей в разное время года

Показатель	Месяцы				
	IV	V	VII	VIII	X
Период, ч	24.05±0.54	23.73±0.28	23.57±0.26	24.13±0.17	23.07±2.11
Коэффициент вариации	12.27	2.65	1.91	1.62	15.82

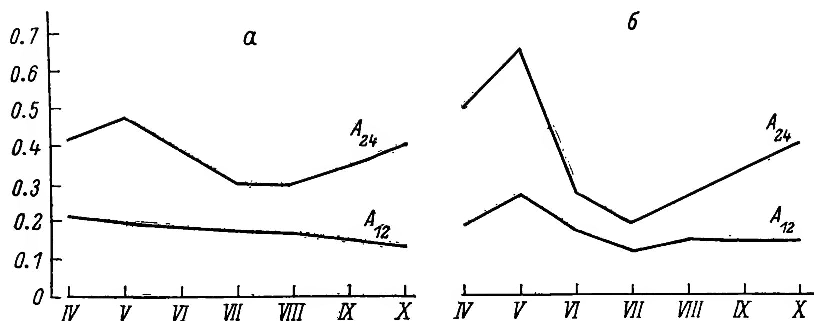


Рис. 4. Изменение амплитуд 24-часового (A_{24}) и 12-часового (A_{12}) ритмов интенсивности транспирации у мужских (*а*) и женских (*б*) растений фисташки в течение сезона.

На оси абсцисс — месяцы, *на оси ординат* — амплитуда интенсивности транспирации (г/г·ч).

нием в сезоне максимумов дефицита влажности воздуха следует и смещение акрофаз суточных ритмов интенсивности транспирации мужских растений с отставанием на 2—3 ч (рис. 3). Женские особи, напротив, имеют большой разрыв с максимумами температуры и дефицита влажности воздуха. Этот разрыв увеличивается в летние месяцы и становится наибольшим в июле, когда температура воздуха максимальна. Это обстоятельство, вероятно, связано с тем, что женские особи более чувствительны к высокой температуре и дефициту влажности.

У фисташки настоящей, как уже отмечалось, периоды суточных ритмов довольно неустойчивы во время формирования листовой пластинки и завядания листа. Они стабилизируются с того момента, когда листья заканчивают свой рост. Таким образом, изменение устойчивости периодов суточных ритмов у фисташки независимо от пола растений отражает возрастные изменения листьев. Движение суточных акрофаз к ранним утренним часам в более жаркое время года является, по-видимому, ответной реакцией организма на усиление напряженности внешних факторов.

Расчеты показали, что в суточных изменениях транспирации у растений фисташки присутствует не только 24-, но и 12-часовой ритм. Амплитуда 12-часового ритма в несколько раз ниже амплитуды 24-часового. Наибольшие различия между амплитудами этих двух гармоник наблюдаются весной и осенью (рис. 4). Летом амплитуда 24-часового ритма заметно снижается и поэтому в большей степени начинает проявляться 12-часовой ритм. Это выражается в полуденном снижении интенсивности транспирации в летнее время. Весной и осенью преобладает 24-часовой ритм и кривые интенсивности транспирации имеют один дневной максимум.

Аналогичные данные были получены Л. К. Кайбияйненом (1975). Анализируя суточные ритмы водного обмена древесных растений (сосна, береза), он отметил преобладание 24-часового ритма весной и осенью и объяснил это обстоятельство как приспособительную, наследственно закрепленную реакцию организма на сезонные изменения факторов среды. Автор считает, что «появление дневного угнетения, а следовательно, и 12-часового ритма движения пасоки можно считать врожденным механизмом адаптации одного из важных элементов системы водного режима растений к условиям летнего периода развития» (Кайбияйнен, 1975 : 161).

Как показывают расчеты, разница между амплитудами обоих ритмов стастановится минимальной в самое жаркое время года (рис. 5). На этот же период приходится максимальный сдвиг фаз между суточными ритмами интенсивности транспирации мужских и женских растений (рис. 6). Этот факт свидетельствует об отсутствии синхронизации суточных ритмов у растений разного пола в летние месяцы. В дальнейшем сдвиг фаз уменьшается, однако он сохраняется до конца вегетации. Таким образом, мужские и женские особи фисташки настоящей различаются не только по

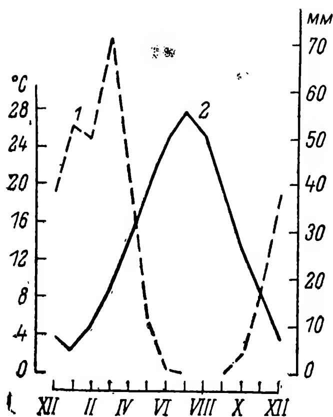


Рис. 5. Климадиаграмма района исследований (метеостанция Кушка).

По оси абсцисс — месяцы; *1* — температура, *2* — количество осадков.

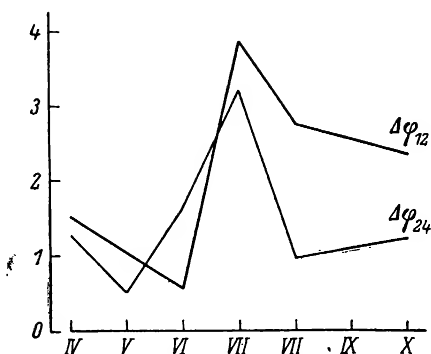


Рис. 6. Сдвиг фаз между суточными ритмами интенсивности транспирации мужских и женских растений фисташки по 24-часовой ($\Delta\varphi_{24}$) и 12-часовой ($\Delta\varphi_{12}$) гармоникам в разное время года.

На оси абсцисс — месяцы, *на оси ординат* — время (ч).

целому ряду количественных параметров, но и по временной организации физиологических процессов.

Очевидно, изменение интенсивности транспирации во времени имеет для фисташки настоящей существенное адаптивное значение. Вместе с тем фазовые сдвиги между ритмами мужских и женских растений подтверждают данные о том, что особи разного пола имеют неодинаковые требования к среде. В литературе имеется много фактов, иллюстрирующих это положение. Так, P. D. Putwain и J. L. Harper (1972) считают, что несинхронная утилизация ресурсов среды мужскими и женскими растениями двудомных видов являются одним из факторов, обусловивших дифференциацию особей разного пола по экологическим нишам. В доказательство они приводят факты несинхронного прохождения фенофаз у мужских и женских растений *Rumex acetosella*. Многие авторы отмечали, что мужские растения проявляют свой пол раньше женских. Это выражается в более ранних сроках формирования цветоносных побегов, цветения и отмирания мужских особей по сравнению с женскими (Robbins, Jones, 1925; Rosa, 1925; Francen, 1970; Connor, 1973; Godley, 1976; Webb, 1976; Старшова, 1978, 1979, и др.). У других видов отмечаются обратные соотношения в прохождении фенофаз у мужских и женских растений (Макаров, 1954; Webb, 1976; Демьянова, Зубенина, 1978, и др.).

Мужские и женские особи некоторых видов *Pistacia* также различаются по времени цветения. Так, мужские экземпляры *P. atlantica* и *P. palaestina* цветут раньше женских; у *P. lentiscus* отмечено обратное соотношение (Grundwag, 1975, цит. по: Lloyd, Webb, 1977). У *P. vera* ряд фенофаз (начало цветения, распускание листьев, рост побегов) у особей разного пола также проходит несинхронно. Мужские экземпляры фисташки настоящей зацветают на несколько дней раньше женских. Период цветения у них более продолжителен. Распускание листьев у мужских особей начинается раньше, а рост побегов, напротив, позже. Он приурочен к концу цветения, тогда как у женских растений рост побегов начинается через 2—3 дня после начала цветения. Продолжительность жизни листа, так же как и вегетационного периода в целом, у мужских растений больше. Вегетационный период длится у них 9, а у женских особей — 8.5 месяца (Соколов, Калинина, 1949; Клюшкин, 1960; Есипов, Савич, 1965; Енькова, 1970; Кабулов, 1970; Попов, 1979, и др.).

Такая несинхронность прохождения фенофаз, по-видимому, связана с функциональными и биохимическими особенностями разнополых особей

(Джапаридзе, 1963, 1965; Сивцев, Сизов, 1972; Сидорский, 1979, и др.). Различия во временной организации интенсивности транспирации у растений разного пола связаны, по всей видимости, с тем, что мужские и женские особи имеют разные экологические ниши (Putwain, Harper, 1972; Freeman et al., 1976; Lloyd, Webb, 1977; Сидорский, 1979; Шереметьев и др., 1980). Для многих двудомных и гинодиэцичных видов растений обнаружено, что в наиболее сухих местообитаниях преобладают мужские экземпляры, в более влажных — женские (Колелишвили, 1937; Левитин, 1940; Иванова, 1949; Волкович, 1966; Долгошеев, 1968, и др.).

A. Davey и C. Gibson (1917) отмечают изменение соотношения половых форм *Myrica gale* в условиях с различной влажностью почвы: в сухих местообитаниях они выявили 75% мужских, 10% женских и 15% гермафродитных растений. На более влажных участках эти цифры были соответственно следующими: 56, 38 и 6%. D. Lloyd и G. Webb (1977) также наблюдали повышенное количество женских особей этого вида во влажных местообитаниях Северного Уэльса. Аналогичные данные для некоторых двудомных и гинодиэцичных видов растений приводят другие авторы (см. обзор Lloyd, Webb, 1977). M. N. Melampy и H. F. Howe (1977), исследовавшие соотношение полов у *Triplaris americana*, тропического двудомного вида, установили, что во влажных местообитаниях женских растений больше. В засушливые годы процент особей женской формы у гинодиэцичных видов резко падает (Демьянова, Пономарев, 1979). При скудном обеспечении водой некоторые особи терескена могут давать только мужские цветки (Демьянова, Зубенина, 1978).

В этом ряду фактов имеются и исключения. Ч. Дарвин обнаружил, что у гинодиэцичного вида *Thymus serpyllum* «очень сухие местообитания, очевидно, благоприятствуют присутствию женской формы» (Darwin, 1877 : 301). Однако, как правило, чем выше влажность почвы, тем больше процент встречаемости женских растений.

Можно заключить, что женские растения, несущие важнейшую функцию воспроизводства вида, отличаются от мужских и бо́льшими потребностями в ресурсах среды. Это накладывает свой отпечаток на половую структуру популяций в разных условиях существования, на количественные проявления физиологических процессов, а также на протекание их во времени. Биологические преимущества того факта, что растения разного пола имеют разные экологические ниши, неоспоримы. Это, вероятно, снижает остроту конкурентных отношений между ними и позволяет дифференцированно осваивать новые местообитания.

Автор благодарен Ю. В. Титову и Н. Н. Измайловой за обсуждение материалов статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Волкович В. Б. (1966). О соотношении мужских и женских клонов у деревьев осины в лесах Ленинградской области. Лесной ж., 2. — Демьянова Е. И., Зубенина Н. А. (1978). К экологии цветения и опыления терескена серого (*Ceratoides papposa* Botsch. et Ikonnikov). В кн.: Экология опыления. Пермь. — Демьянова Е. И., Пономарев А. Н. (1979). Половая структура природных популяций гинодиэцичных и двудомных растений лесостепи Зауралья. Бот. ж., 64, 7. — Джапаридзе Л. И. (1963). Пол у растений, 1. Тбилиси, Мецниереба. — Джапаридзе Л. И. (1965). Пол у растений, 2. Тбилиси, Мецниереба. — Долгошеев В. М. (1968). Соотношение мужских и женских особей осины в лесах Кировской области. Лесоведение, 4. — Емельянов И. П. (1976). Формы колебаний в биоритмологии. Новосибирск, Наука. — Енькова А. П. (1970). О некоторых биологических особенностях цветения и плодоношения фисташки настоящей в Таджикистане. В кн.: Материалы совещания по развитию ореховодства. Фрунзе, Илым. — Есипов В. М., Савич О. В. (1965). Фисташка и ее естественное возобновление в Чаткальском горно-лесном заповеднике. Тр. Чаткальск. горно-лесного запов., 2. — Заленский О. В. (1940). Распространение и экологические особенности фисташки (*Pistacia vera* L.) и миндаля (*Amygdalus communis* L.) в Западном Копет-Даге. Бот. ж., 25, 1. — Иванова А. (1949). К вопросу о возобновлении фисташки в Армении. ДАН АрмССР, 8. — Кабулов З. Е. (1970). Фисташники Бадхызского заповедника. Сб. Тр. асп. и мол. научн. сотр. ВИР, 16. — Кайбияйнен Л. К. (1975). Адаптационное значение циркадной организации потока пасоки

в ксилеме древесных растений. В кн.: Вопросы адаптации растений к экстремальным условиям Севера. Петрозаводск, Инст. леса КФАН СССР. — Клюшкин Е. А. (1960). К фенологии фисташки в Бадхызе. Изв. АН ТССР, сер. биол. наук, 4. — Колелишвили М. (1937). Освоить туркменский инжир. Сов. субтропики, 12. — Левитин А. Н. (1940). Дикорастущие инжиры Западного Копет-Дага и их использование в культуре. Ташкент, Гос. изд. науч.-техн. и соц.-эконом. лит. УзССР. — Макаров С. Н. (1954). Половые различия у растений по вегетативным и биологическим признакам. Бюл. ГБС, 17. — Попов К. П. (1971). О транспирации фисташки настоящей в условиях полусаванных фисташников Таджикистана. Экология, 5. — Попов К. П. (1979). Фисташка в Средней Азии. Ашхабад, Ылым. — Рахманина К. П. (1962). Водный режим эдификаторов некоторых типов древесной растительности ущелья Кондара. Тр. отд. физиол. и биофиз. раст. АН ТаджССР, 1. — Сивцев М. В., Сизов С. С. (1972). Особенности водного режима мужских и женских особей двудомных растений как показатель приспособляемости к недостаточному водообеспечению. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 10. — Сидорский А. Г. (1979). Современные представления о вероятных эволюционных причинах появления раздельнополых форм у покрытосемянных растений. Усп. совр. биол., 88, 3 (6). — Соколов С. Я., Калинина А. В. (1949). Фисташка благородная, груша, барбарис, миндаль и неплодовые древесные породы Южной Киргизии. В кн.: Плодовые леса Южной Киргизии и их использование. Тр. Южно-Кирг. эксп., 1. — Старшова Н. П. (1978). Жизнеспособность генеративной сферы и экология процесса оплодотворения у бархата амурского. В кн.: Экология опыления. Пермь. — Старшова Н. П. (1979). Структура и особенности цветения отдельных соцветий у бархата амурского. В кн.: Экология опыления. Пермь. — Царевская Н. Г. (1978). Зависимость параметров водного режима листьев от влаголюбия растений. В кн.: Биогеофизические и математические методы исследования геосистем. М., Наука. — Чернова Г. М., Олехнович Г. С. (1975). О водном режиме фисташки в лесосадовых культурах на юге Таджикистана. Лесоведение, 2. — Шереметьев С. Н., Мекеда Т. Н., Ганнибал Б. К. (1980). Некоторые эколого-физиологические особенности мужских и женских растений *Pistacia vera* (*Anacardiaceae*) в условиях Бадхыза. Бот. ж., 65, 11. — Connor H. E. (1973). Breeding system in *Cortaderia* (*Gramineae*). Evolution, 27, 4. — Darwin Ch. (1877). The different forms of flowers on plants of the same species. Murray. London. — Davey A. J., Gibson C. M. (1917). Note on the distribution of sexes in *Myrica gale*. New Phytologist, 16, 5—6. — Francen A. A. (1970). Sex characteristics and inheritance of sex in asparagus (*Asparagus officinalis* L.). Euphytica, 19, 3. — Freeman D. C., Klikoff L. G., Harper K. T. (1976). Differential resourse utilization by the sexes of dioecious plants. Sciense, 193, 4253. — Godley E. J. (1976). Sex ratio in *Clematis gentianoides* DC. New Zeal. J. Bot., 14, 4. — Lloyd D. G., Webb C. J. (1977). Secondary sex characters in plants. Bot. Rev., 43, 2. — Melampy M. N., Howe H. F. (1977). Sex ratio in the tropical tree *Triplaris americana* (*Polygonaceae*). Evolution, 31, 4. — Putwain P. D., Harper J. L. (1972). Studies in the dinamics of plant populations. V. Mechanisms governing the sex ratio in *Rumex acetosa* and *R. acetosella*. J. Ecol., 60, 1. — Robbins W. W., Jones H. A. (1925). Secondary sex characters in *Asparagus officinalis* L. Hilgardia, 1, 9. — Rosa J. T. (1925). Sex expression in spinach. Hilgardia, 1, 12. — Webb C. J. (1976). Flowering periods in the gynodioecious species *Gingidia decipiens* (*Umbelliferae*). New Zeal. J. Bot., 14, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 I 1980.

УДК 561 (574)

В. Д. Никольская

ХАРОФИТЫ ИЗ АРАЛЬСКОЙ СВИТЫ ВОСТОЧНОГО КАЗАХСТАНА

V. D. NIKOLSKAYA. THE CHAROPHYTA OF THE ARAL SUITE OF EASTERN KAZAKHSTAN

Описаны вымершие харовые водоросли, обнаруженные в новом местонахождении в Восточном Казахстане. Приводятся данные по вертикальному распространению харофитов в скважине.

При проведении геологических исследований в Северо-Восточном Прибалхашье в 1977 г. (средний миоцен Восточного Казахстана) геолог Южно-Казахстанского территориального геологического управления

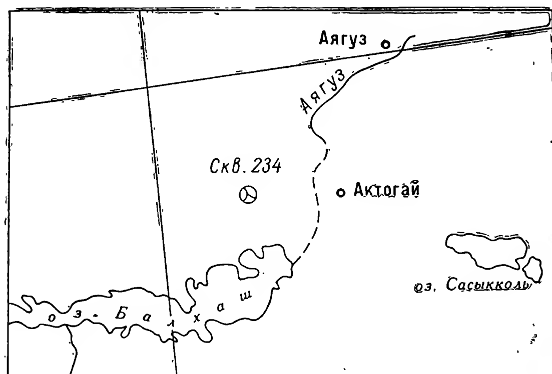


Рис. 1. Карта местонахождения харофитов.

(ЮКТГУ) Б. В. Чукланов отобрал образцы из керна скв. 234, пробуренной в 70 км западнее ст. Актогай (рис. 1), содержащие гирогониты харовых водорослей, и передал автору для определения. Это — новое местонахождение вымерших харовых водорослей в Восточном Казахстане.

Образцы взяты из толщи красно-бурых, зеленоватых и зеленовато-бурых глин с примесью грубозернистого песка, залегающих соответственно на глубинах 35, 37 и 39 м. В табл. 1 приводится геологическая колонка по скв. 234.

В результате исследования автором выделено четыре вида харофитов. При их описании использована терминология, разработанная H. Horn af Rantzien (1959) и В. П. Масловым (1963).

ТАБЛИЦА 1

Вертикальное распространение харофитов в отложениях миоцена по скв. 234

Система	Свита	Колонка	Мощность	Характеристика отложений	Харофиты			
					Psilochara nodosa	*Grovesichara kielani*	*Hornichara sarmatica*	*Chara molassica*
Неогеновая	Илийская		1.0	Красно-бурые глинистые пески				
			2.0	Красно-бурые известковистые, песчанистые глины				
	Аральская N_1^2		2.0	Красно-бурые глинистые пески				
			1.0	Красно-бурые, жирные, слабо песчанистые глины	+	+	+	+
			1.0	Зеленовато-желтые, палевые глины	+	+		
			3.0	Зеленовато-бурые жирные глины с примесью грубозернистого песка	+			
			2.0	Белесо-бурые жирные глины с примесью грубозернистого песка и гравия				
Pz								

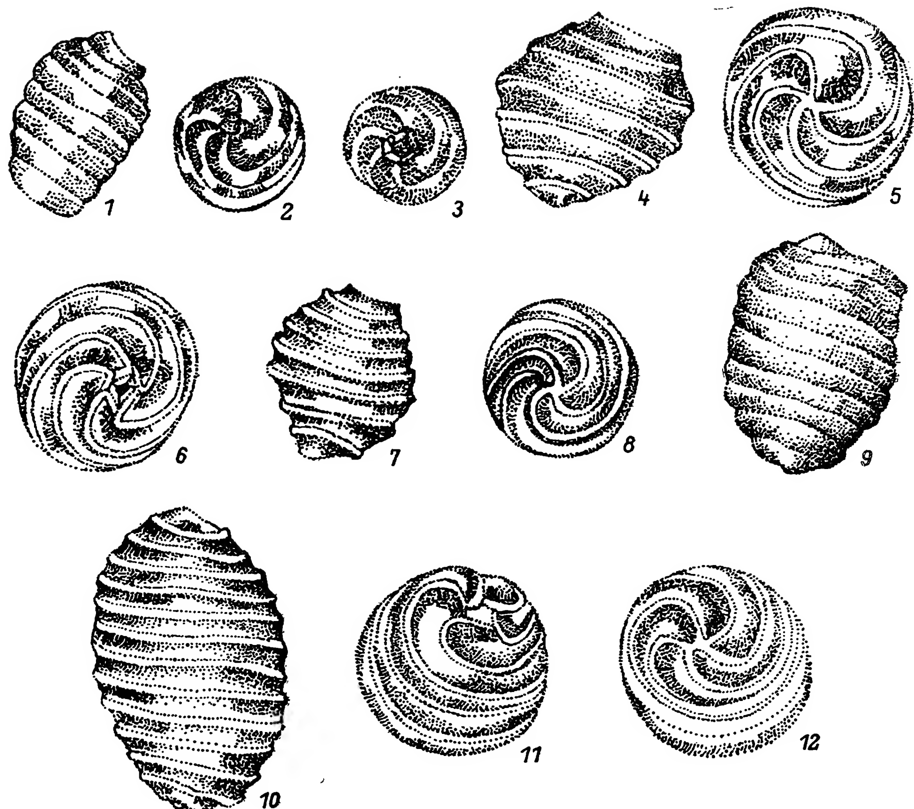


Рис. 2. Внешний вид харофитов.

1—3 — *Psilochara nodosa*. увел. 40, гирогонит (*1* — боковое положение, *2* — вершина, *3* — основание); *4—6* — *Grovesichara kielani*, увел. 52, гирогонит (*4* — боковое положение, *5* — вершина, *6* — основание); *7—8* — *Hornichara sarmatica*, увел. 61, гирогонит (*7* — боковое положение, *8* — вершина); *9* — *Psilochara nodosa*, увел. 46, гирогонит, боковое положение. *10—12* — *Chara molassica*, увел. 60, гирогонит (*10* — боковое положение, *11* — основание, *12* — вершина).

Psilochara nodosa V. Nikolsk.[1] (рис. 2, *1—3*, *9*)

Psilochara nodosa Nikolskaja, 1974 : 170, табл. II, 13—16.

Описание. Гирогониты эллиптической формы, 725—925 мкм длины, 425—625 мкм ширины. ИЗИ — 127—160. Вершина округлая, основание слегка оттянутое. Партекальцины выпуклые, иногда плоские с бугорчатой поверхностью и 8—10 витками 75—100 мкм ширины у экватора (вариации длины, ширины и количества партекальцин приведены в гистограмме на рис. 3). По краю вершины партекальцины сужаются до 30—45 мкм и становятся резко вогнутыми, к центру расширяясь до 120—150 мкм, они соединяются в точке или по короткой ломаной линии. У основания гирогонита партекальцины слегка расширяются и сходятся около округлого базального отверстия, диаметр которого 50 мкм.

Сравнение. По типу строения вершины исследованные гирогониты можно отнести только к роду *Psilochara*. От наиболее близкого вида *P. acuta* L. Gramb. et Ph. Paul (Grambast, Paul, 1965) описанные гирогониты отличаются выпуклыми партекальцинами, их узловатой поверхностью и меньшим диаметром базального отверстия. От экземпляров, встреченных в миоценовых отложениях Кызылкумской впадины (Никольская, 1975), описываемые гирогониты отличаются несколько большими размерами.

---

[1] Такое сокращение фамилии автора принято ввиду того, что Nikol. — Nikolskaja — уже имеется у палеонтологов Николаева и Никольской (Занина, 1968).

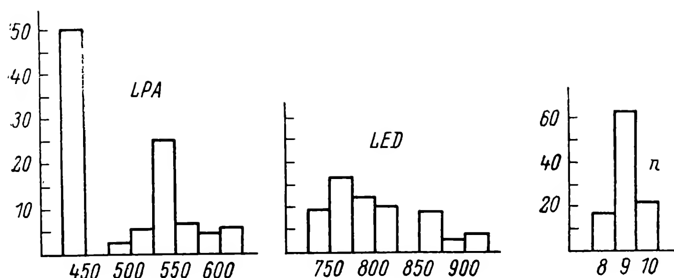


Рис. 3. Вариации длины (*LPA*), ширины (*LED*) и количества партекальцин (*n*) для 50 экземпляров вида *Psiolochara nodosa*.

По оси абсцисс — длина, ширина гирогонитов и количество партекальцин, *по оси ординат* — встречаемость гирогонитов (%).

Примечание. Вид был установлен впервые в Казахстане из отложений, возраст которых хорошо обоснован палеонтологами по наличию характерного комплекса остракод (Савинова и др., 1971).

Присутствие одних и тех же видов в географически удаленных регионах предполагает сходство в них физико-географической обстановки и дает возможность сопоставлять отложения.

Распространение. Миоцен Кызылкумской впадины.

Материал. Три образца №№ 7905, 7907, 7908. 3550 гирогонитов.

Grovesichara kielani Karczewska et Ziembinska (рис. 2, *4—6*)

Grovesichara kielani Karczewska et Ziembinska, 1972 : 64, табл. XXV, фиг. 1—2.

Описание. Гирогониты сферической формы, 425—500 мкм длины, 350—450 мкм ширины. ИЗИ — 100—121. Вершина и основание слегка заострены. Партекальцины плоские или чаще вогнутые с 6—7 витками, 82—100 мкм ширины у экватора. На периферии вершины слабо заметна односторонняя депрессия. В центре партекальцины соединяются в точке или по зигзагообразной линии. У основания гирогонита без изменения ширины они сходятся вокруг пятиугольного отверстия, расположенного ниже уровня партекальцин, диаметр его 25 мкм.

Сравнение. Тип строения вершины указывает на принадлежность исследованных гирогонитов к роду *Grovesichara*. От близкого вида *Grovesichara distorta* H. af R. (Horn af Rantzien, 1959) отличается очень мелкими размерами, меньшей шириной партекальцин и величиной базального отверстия. Актогайские гирогониты идентичны гирогонитам вида *Grovesichara kielani*, описанным из верхнего эоцена Монголии (Karczewska, Ziembinska-Tworzydlo, 1972) (табл. 2).

Из приведенных промеров видно, что наблюдается незначительное отличие актогайских гирогонитов от монгольских — первые мельче и партекальцины их уже, чем у вторых.

ТАБЛИЦА 2

Сравнительная таблица измерений гирогонитов *Grovesichara kielani* (в мкм) из разных местонахождений

Гирогониты	Длина	Ширина	ИЗИ	Количество партекальцин	Ширина партекальцин у экватора	Диаметр базального отверстия
Актогайские	425—500	340—450	100—121	6—7	82—100	25
Монгольские	485—550	407—475	109—122	6	92—115	25

Распространение. Верхний эоцен Монголии, средний миоцен Восточного Казахстана.

Материал. Два образца №№ 7905 и 7909; 1250 гирогонитов.

Hornichara sarmatica Maslov (рис. 2, *7—8*)

Hornichara sarmatica Maslov, 1966 : 72, фиг. 22, табл. XI, фиг. 13—18.

Описание. Гирогониты веретеновидной формы, мелкие, 325—425 мкм длины, 250—350 мкм ширины. ИЗИ — 106—130. Вершина и основание заострены. Партекальцины вогнутые с 7—9 витками, 50 мкм ширины у экватора. На периферии вершины увеличивается их вогнутость, ширина у основания и в центре вершины не изменяется. Базальная пора плохо выражена, расположена ниже уровня концов партекальцин, диаметр ее 25 мкм.

Сравнение. Морфологические особенности и промеры исследованных гирогонитов указывают на их идентичность с видом *Hornichara sarmatica*, описанным В. П. Масловым (1963).

Распространение. Средний сармат р. Инзы. Грузия.

Материал. Образец № 7905. 25 гирогонитов хорошей сохранности.

Chara molassica Straub (рис. 2, *10—12*)

Chara molassica Straub, 1951 : 406, табл. А, фиг. 1—3; 1955 : 306, табл. 26, фиг. 37—39. — *Chara molassica* H. af R., 1959 : 59, табл. 1, фиг. 2—7; Маслов, 1966 : 37; Palamarev, 1972 : 1425, табл. 1, фиг. 1, a, b, c.

Описание. Гирогониты цилиндрической формы, 525—750 мкм длины, 375—550 мкм ширины. ИЗИ — 138—150. Вершина округлая хароидного типа, основание вытянуто. Партекальцины вогнутые с 10—12 витками, 65—70 мкм ширины у экватора. Базальная пора пятиугольной формы, расположена на уровне концов партекальцин, диаметр ее 25—30 мкм.

Сравнение. По форме гирогонита, строению вершины и партекальцин исследованные экземпляры несомненно принадлежат *Chara molassica*. Наиболее близки они экземплярам, описанным из миоценовых отложений Болгарии (Palamarev, 1972).

Распространение. Средний миоцен ФРГ (гельвет-тортон), Украины и Болгарии, ранний олигоцен—средний миоцен Южного Казахстана.

Материал. Образец № 7905. 16 гирогонитов хорошей сохранности.

Наиболее обильно в исследованном материале представлены гирогониты вида *Psilochara nodosa* (3550 экземпляров), впервые встреченные в отложениях среднего миоцена Кызылкумской впадины (скв. 1п), возраст которых хорошо обоснован комплексом остракод, характерным для среднего миоцена.

Виды *Chara molassica*, *Hornichara sarmatica* отмечались ранее в отложениях миоцена (средний сармат) Украины, Грузии и ФРГ.

Grovesichara kielani в Советском Союзе отмечается впервые. Этот вид описан из слоев верхнего эоцена Монголии (пустыня Гоби) по 10 экземплярам. В отложениях аральской свиты Актогая гирогониты его отмечаются в массовом количестве (1200 экземпляров). Для эволюционного развития харофитов характерно чередование интенсивного развития и вымирания (Кордэ, 1977). По всей вероятности, период среднего миоцена был временем наибольшего расцвета описанных видов.

Водный режим в течение изучаемой эпохи изменялся, о чем свидетельствуют литологические данные и состав флоры харофитов. В самом начале среднего миоцена это был водоем озерного типа, возможно, даже прибрежная соленая часть оз. Балхаш, где в массе развивался только один вид харовых водорослей *Psilochara nodosa*.

К середине среднего миоцена произошло, видимо, резкое опреснение водоема за счет обильного притока пресной воды из р. Аягуз, в результате чего численность первого вида сократилась, появился другой вид со слабо кальцинированными спиралями — *Grovesichara kielani.*

К концу среднего миоцена опреснение водоема, по всей вероятности, увеличивается и, кроме того, воды его обогащаются солями кальция, благоприятно действующими на произрастание харофитов, в связи с чем состав флоры пополняется еще двумя пресноводными видами — *Hornichara sarmatica*, *Chara molassica.*

ЛИТЕРАТУРА

Занина И. Е. (1968). Палеонтологи Советского Союза. Справочник. Л., Наука. — Кордэ К. Б. (1977). Харовые водоросли. В кн.: Развитие флор на границе мезозоя и кайнозоя. М., Наука. — Маслов В. П. (1963). Введение в изучение ископаемых харовых водорослей. М., Изд. АН СССР. — Маслов В. П. (1966). Некоторые кайнозойские харофиты юга СССР и методика их изучения. В кн.: Ископаемые харофиты СССР. М., Наука. — Никольская В. Д. (1974). Раннемиоценовые харофиты из восточных Кызылкумов. В кн.: Фауна и флора из мезокайнозоя Южного Казахстана. Алма-Ата, Наука. — Никольская В. Д. (1975). Палеоген-неогеновые харофиты Южного Казахстана. В кн.: Новости палеоботаники Казахстана. Алма-Ата, Наука. — Савинова А. П., Костенко Н. Н., Ляджина К. А., Мартынова М. Я., Нижегородова В. П. (1971). Миоцен Восточных Кызылкумов. В кн.: Материалы по геологии и полезным ископаемым Южного Казахстана. Алма-Ата, Наука. — Grambast L., Paul Ph. (1965). Observations nouvelles sur la flore de Charophytes du Stampien du bassin de Paris. Bul. Soc. geol. de Françe, 7, VII. — Horn af Rantzien H. (1959). Morphological typus and organgenera of Tertiary Charophyte fructificacions. Stockh. Contrib. geol., 4, 2. — Karczewska J., Ziembinska-Tworzydlo M. (1972). Lover Tertiary Charophyta from the Nemegt Basin, Gobi Desert. — Mädler K. (1955). Zur Taxonomie der tertiären Charophyten. Geol. Jarb., 70. — Palamarev E. H. (1972). Tertiary Charophyta from Bulgaria. Докл. Болгарск. Акад. наук, 25, 20. — Straub E. W. (1952). Mikropaläontologische Untersuchungen im Tertiär zwischen Ehingen und Ulm a. d. Donau. Geol. Jarb., 66.

Институт зоологии АН КазССР,
Алма-Ата.

Получено 10 III 1980.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 582.594.2

Л. В. Аверьянов

НОВЫЙ ВИД РОДА *LYSIELLA (ORCHIDACEAE)* С ЦЕНТРАЛЬНОГО ТЯНЬ-ШАНЯ

L. V. AVERYANOV. NEW SPECIES OF THE GENUS *LYSIELLA* (*ORCHIDACEAE*) FROM THE MIDDLE TIAN-SCHAN

Публикуется диагноз нового для науки вида — *Lysiella nevskii* (*Orchidaceae*) — с территории Центрального Тянь-Шаня. Этот вид по совокупности морфологических признаков оказался наиболее примитивным по сравнению с двумя другими видами рода *Lysiella* и видами близкого рода *Platanthera*. Приводятся краткий обзор видов рода *Lysiella* и ключ для их определения. Выдвинуто предположение о возможности образования дизъюнкций ареала рода *Lysiella* вследствие разноса очень мелких семян растений этого рода ветром на большие расстояния.

В августе 1978 г. в пограничном районе Центрального Тянь-Шаня (рис. 1) к северо-западу от горы Хан-Тенгри в еловом лесу мы собрали 8 экземпляров не известного нам вида рода *Lysiella* Rydb. из семейства орхидных (*Orchidaceae*). Это местонахождение оказалось далеко оторванным от ближайших к нему местонахождений единственного евразиатского вида *L. oligantha*. Оказалось, что по морфологическим особенностям частей цветка обнаруженный нами вид более близок к североамериканскому виду *L. obtusata*, сильно отличаясь от *L. oligantha* по форме губы. От обоих этих видов новый вид, названный нами *L. nevskii*, отличается очень коротким изогнутым шпорцем, не утолщенными у основания корнями и тупыми или широкозакругленными на верхушке листьями (рис. 2).

Поскольку эволюция в пределах рода *Lysiella* и близкого к нему рода *Platanthera* Rich., по-видимому, шла от равномерно тонких корней к клубневидно утолщенным и от более коротких шпорцев к более длинным, новый вид можно принять за наиболее примитивный в роде. Его распространение в этом случае указывает на близость области происхождения указанных родов.

При просмотре материалов Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE) нами были обнаружены еще 3 экземпляра *L. nevskii*, собранные в окрестностях Байуэна или Бая (Восточный Тянь-Шань) и цитируемые В. И. Грубовым (1977) в «Растениях Центральной Азии» под названием *L. oligantha*.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *LYSIELLA* И ИХ КРАТКИЙ ОБЗОР

1. Шпорец слегка изогнут, 3—5 мм дл., короче губы цветка, но всегда длиннее половины ее длины; листья от линейно-ланцетных до ланцетно-эллиптических, на верхушке заостренные; корни близ основания слегка утолщенные 2

+ Шпорец сильно изогнут, 1 мм дл., значительно короче губы цветка, менее трети ее длины; листья от ланцетно-эллиптических до округлых, на верхушке обычно тупые; корни близ основания не утолщенные . . . . 1. *L. nevskii*.

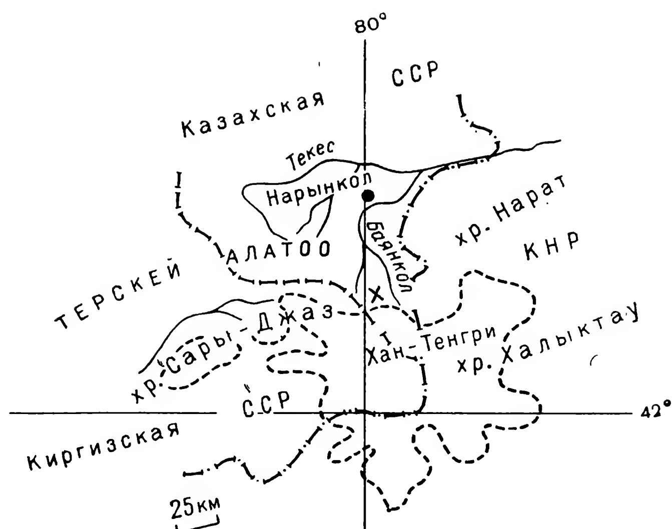


Рис. 1. Местонахождение *Lysiella nevskii* на территории Центрального Тянь-Шаня. Обнаруженная популяция обозначена *крестиком*. Границы ледников показаны *штриховой линией*.

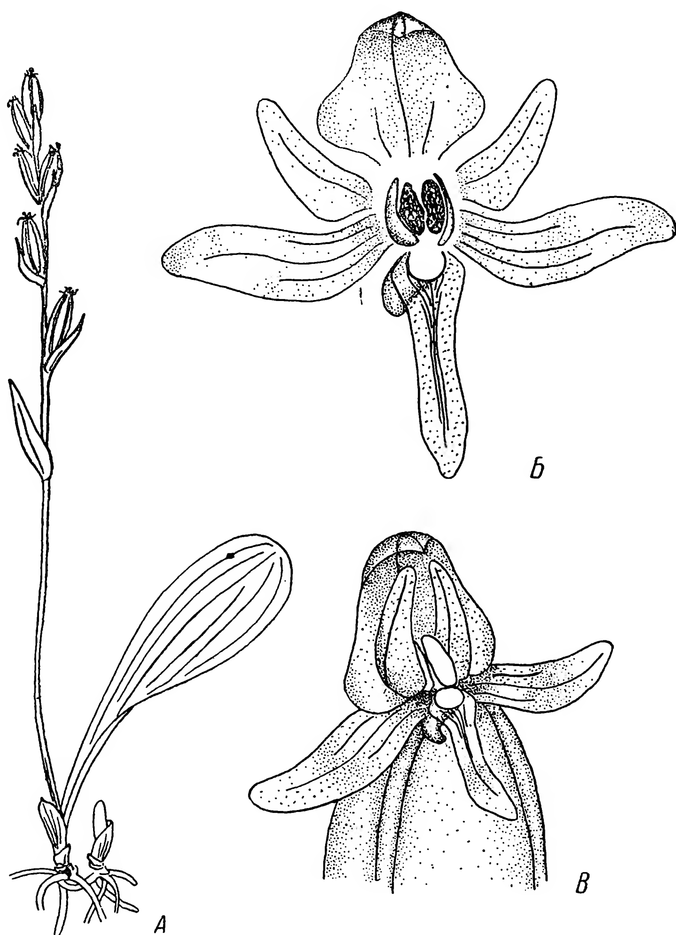


Рис. 2. *Lysiella nevskii*.
А — общий вид растения; *Б*, *В* — морфология цветка.

2. Губа цветка ромбически-клиновидная, 3—3.5 мм дл., к основанию постепенно расширенная; шпорец 3 мм дл.; боковые листочки наружного круга 3—3.5, внутреннего — 2 мм дл.; средний листочек наружного круга 2.5 мм дл., 3 мм шир.; соцветие (1) 2—6 см дл., из (2) 3—8 (12) цветков; листья (3) 5—10 (12) см дл., (0.7) 1—2 (2.5) см шир.; растение (5) 10—20 (27) см выс. . . . . . 2. *L. oligantha*.

+ Губа цветка линейно-ланцетная, 6—7 мм дл., к основанию внезапно расширенная; шпорец 5—6 мм дл.; боковые листочки наружного круга 5, внутреннего — 3.5 мм дл.; средний листочек наружного круга 4 мм дл., 4 мм шир.; соцветие 1.5—5 см дл., из (2) 3—10 (11) цветков; листья (3) 4—9 (10) см дл., 1—2 см шир.; растение 5—15 (17) см выс. . . . . 3. *L. obtusata*.

1. **Lysiella nevskii Aver. sp. nov.** — Planta perennis, rhizomate tenue repenti; radices funiformes, basi haud incrassatae; caulis (8) 10—20 cm alt., basi folium squamiforme et folium evolutum gerens; folium evolutum oblongo-ovale, ovale vel suborbiculare, basin versus valde angustatum, apice obtusum, saepe late rotundum, 5—9 cm lg. et 1.5—3 cm lt.; inflorescentia e floribus 3—8 constans, 3—8 cm lg.; bracteae lanceolatae, acutatatae; perianthii phyllum exterius medium rotundato-ovatum, 2—2.5 mm lg. et 2.5 mm lt., subgaleiforme, trinervium, nervo medio apicem phylli attingente, nervis lateralibus marginem phylli haud attingentibus; phylla exteriora lateralia oblongo-ovata, 3.5 mm lg., 2—3-nervia; phylla duo interiora lateralia lanceolata, inaequilateralia, 2—2.5 mm lg., uninervia, basi dilatata; labellum oblongo-lanceolatum, sensim angustatum, apice obtusum, 3.5 mm lg., 1 mm lt., basi in calcar 1 mm lg. valde incurvatum prodictum; ovarium sessile, leviter contortum; flores fortasse albi vel virescentes (specimina fructifera collecta).

Typus: Finis Kazachstaniae (distr. Alma-Ata) et Kirghiziae (distr. Issyk-Kul), prope montem Chan-Tengri, in fluxu superiore fluminis Bajankol, in declivibus montium in regione sylvatica, piceetum vetustum (*Picea schrenkiana* Fisch. et Mey.), in pulvinis musci (*Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst.), 2200—2400 m s. m., 10 VIII 1978, N 412, L. Averyanov (LE).

Affinitas. A speciebus aliis generis *Lysiella* Rydb. calcare valde incurvato brevissimo trientem longitudinis labelli floris non superante, dimensionibus partium aliorum floris, folio apice obtuso vel rotundo et radicibus prope basin haud incrassatis bene differt.

Habitat in locis humidis umbrosis in regione montana sylvatica.

Многолетнее растение с тонким ползучим корневищем; корни шнуровидные, при основании не утолщенные; стебель (8) 10—20 см, при основании с одним чешуевидным и одним вполне развитым листом; развитый лист продолговато-овальный, овальный или почти округлый, к основанию сильно суженный, на верхушке тупой, часто широкозакругленный, 5—9 см дл. и 1.5—3 см шир.; соцветие из 3—8 цветков, 3—8 см дл.; прицветники ланцетные, заостренные; средний наружный листочек околоцветника округло-яйцевидный, 2—2.5 мм дл. и 2.5 мм шир., почти шлемовидный, с 3 жилками, из которых средняя доходит до вершины листочка, а боковые не доходят до его края; боковые наружные листочки продолговато-яйцевидные, 3.5 мм дл., с 2—3 жилками; два листочка внутреннего круга околоцветника неравнобокие, ланцетные, 2—2.5 мм дл., с 1 жилкой, у основания расширенные; губа продолговато-ланцетная, постепенно суженная, на верхушке тупая, 3.5 мм дл., 1 мм шир., при основании продолженная в сильно изогнутый шпорец 1 мм дл.; завязь сидячая, слегка скрученная; цветки, вероятно, белые или зеленоватые (образцы собраны со зрелыми плодами).

Тип: Граница Казахстана (Алма-Атинский р-н) и Киргизии (Иссык-Кульский р-н), близ горы Хан-Тенгри, верховья р. Баянкол, склоны гор в лесном поясе, старый еловый лес (*Picea schrenkiana* Fisch. et Mey.), на гниющем бревне, в подушках мха (*Rhytidiadelphus triquetrus*

(Hedw.) Warnst.), 2200—2400 м над ур. м., 10 VIII 1978, № 412, Л. Аверьянов (LE).

Паратип (paratypus): Китайская Народная Республика, Синьцзян-Уйгурская автономная область, Тянь-Шань, район Байуэна (Бай), 21 IX 195. . ., № 2031, Чуан Кэжень (Синьцзянская комплексная экспедиция Академии наук Китайской Народной Республики 1956—1959 гг., Ботанический отряд) (LE).

Родство. От всех известных видов рода *Lysiella* Rydb. хорошо отличается очень коротким сильно изогнутым шпорцем, который не превышает трети длины губы цветка, размерами других частей цветка, тупым или округлым на верхушке листом и неутолщенными близ основания корнями.

Обитает во влажных, тенистых местах в лесном поясе гор.

Вид назван в честь С. А. Невского, обработавшего сем. *Orchidaceae* для «Флоры СССР».

Описываемый вид, видимо, является очень редким растением, эндемичным для небольшого района Центрального и Восточного Тянь-Шаня, причем основная область его распространения лежит на территории Китая (хребты Нарат, Калыктау, рис. 3). Экологически он приурочен к еловым лесам из *Picea schrenkiana* на высоте от 2000 до 2500 м над ур. м.

2. *Lysiella oligantha* (Turcz.) Nevski, 1935, Фл. СССР, 4 : 663, табл. 11, рис. 13. — *Platanthera oligantha* Turcz. 1854, Bul. Soc. Nat. Moscou, 27,3 : 86; idem, 1856, Fl. Baic.-Dahur. 2,2 : 182. — *P. obtusata* (Pursh) Lindl. 1835, Gen. Sp. Orch. Pl.: 284, p. p.; Reichenb. fil. 1851, Ic. Fl. Germ. 13—14 : 118, tab. 75 (427), 1—2; Ком. 1927, Фл. Камч. 1 : 317.— *P. parvula* Schlechter, 1918, Feddes Repert. 15 : 301; Schlechter und G. Keller, 1928, Monogr. Icon. Orch. Europ. I : tab. 31, fig. 121. — *P. obtusata* ssp. *oligantha* (Turcz.) Hult. 1943, Lunds Univ. Arsskr., N. F., Avd. 2, 39, 1 (Fl. Alaska Yukon, 3) : 481; D. A. Webb, 1980, Fl. Europ. 5 : 331. — *Lysiella obtusata* (Pursh) Rydb. ssp. *oligantha* (Turcz.) Tolm. 1963, Аркт. фл. СССР, 4 : 83.

Распространение этого таксона весьма своеобразно. Растения, относимые к нему, произрастают на крайнем севере Скандинавского п-ова (Hultén, 1971), где границу ареала можно провести с достаточной точностью (рис. 3), поскольку флора этого района хорошо изучена (Lid, 1952; Almquist, Krok, 1958; Hylander, 1966; Webb, 1980).

После значительного перерыва этот вид встречается на территории Восточного Саяна, в Прибайкалье и в Селенгинской Даурии (Попов, 1957; Попов, Бусик, 1966; Сергиевская, 1972). Западная граница распространения проходит здесь восточнее Красноярского края (Черепнин, 1959; Положий, 1966). В. Л. Некрасова (1931) приводит *L. oligantha* для флоры Забайкалья, однако имеющиеся данные позволяют предположить нахождение указанного вида лишь на крайнем западе этой территории. Южной частью своего ареала *L. oligantha* проникает в Северную Монголию (Грубов, 1977).

На территории советского Дальнего Востока рассматриваемый вид встречается лишь севернее Охотии и на Командорских островах (Комаров, 1927; Ворошилов, 1966). На юге Дальнего Востока, в Приморье и Приамурье *L. oligantha* не встречается (Горовой, 1966).

Несколько образцов *L. oligantha*, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, возможно, были собраны на севере Центральной Сибири (плато Путорана). Из-за неточности этикетирования сборов эти данные не могут быть приняты безоговорочно, однако в сочетании с литературными данными (Hultén, 1968) они говорят о возможности нахождения *L. oligantha* на указанной территории (рис. 3). Недостаточная изученность флоры Северо-Востока нашей страны не позволяет провести точную границу распространения данного вида в этом районе. В пределах своего ареала растения, относящиеся к этому таксону,

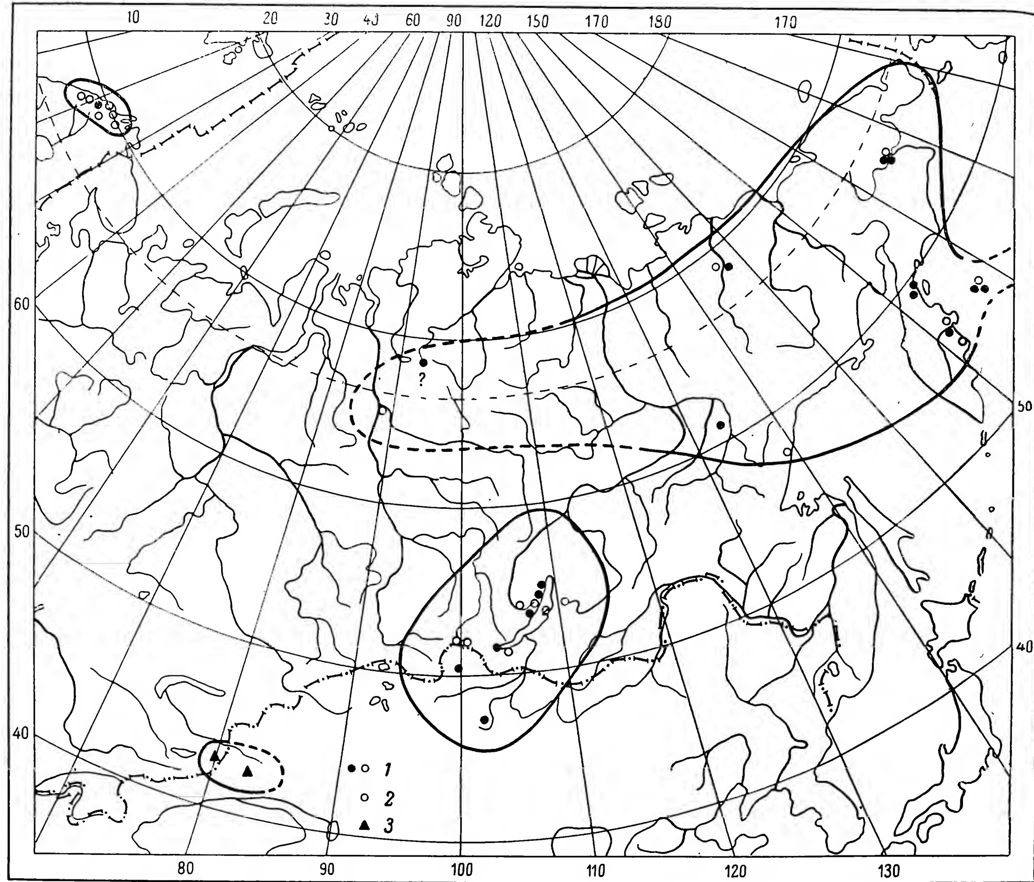


Рис. 3. Распространение видов рода *Lysiella* на территории Евразии.

1 — распространение *L. oligantha*, *2* — литературные данные, *3* — распространение *L. nevskii*.

предпочитают лесные местообитания, встречаясь иногда в тундровых ассоциациях.

3. *Lysiella obtusata* (Pursh) Rydb. 1901, Manual Fl. North. St. Canada : 295. — *Orchis obtusata* Pursh, 1814, Fl. Amer. Sept. 2 : 588. — *Platanthera obtusata* (Pursh) Lindl. 1835, Gen. Sp. Orch. Pl.: 284, p. p.; Reichenb. fil. 1851, Ic. Fl. Germ. 13—14 : 118, Ком. 1927, Фл. Камч. 1 : 317. — *P. obtusata* ssp. *obtusata* : Hult. 1943, Lunds Univ. Arsskr., N. F., Avd. 2, 39, 1 (Fl. Alaska Yukon, 3) : 481.

Вид широко распространен в Северной Америке; его ареал охватывает Аляску и Канаду (Hultén, 1968).

Имеются существенные разногласия относительно статуса изучаемых таксонов. Некоторые авторы не различают американские и евразиатские растения, рассматривая их в пределах одного циркумполярного вида *Platanthera obtusata* s. l. (Комаров, 1927). Другие исследователи считают эти виды хорошо отличимыми по общим размерам частей цветка и форме губы цветка (Невский, 1935). Большинство авторов, принимая в расчет географическую разобщенность таксонов, считают их самостоятельными видами (Lid, 1952; Попов, 1957; Almquist, Krok, 1958; Попов, Бусик, 1966; Ворошилов, 1966; Hylander, 1966; Сергиевская, 1972).

Цветки американских растений обычно в 1.5—2 раза крупнее евразиатских форм, кроме того, для *L. obtusata* характерна узкая вытянутая губа цветка, в то время как у *L. oligantha* она у основания широкая, в целом клиновидной формы. Другие существенные отличия между этими

таксонами отсутствуют. Возможно, правильнее всего придавать евразиатским и американским формам ранг подвидов (Hultén, 1943; Webb, 1980).

Значительные дизъюнкции в распространении *L. oligantha* вряд ли являются следствием исторического сокращения древнего, ранее более обширного ареала этого вида. В частности, сохранение на крайнем севере Скандинавского п-ова области распространения *L. oligantha* в периоды резких климатических изменений плейстоцена маловероятно. Видимо, североскандинавская часть ареала *L. oligantha* обусловлена относительно недавним проникновением этого вида в пределы Европейской Арктики (Tolmatschew, 1973). Сказанное заставляет предположить возможность образования первично дизъюнктивных ареалов в случае сем. *Orchidaceae*. Вполне вероятно, что очень мелкие семена представителей этого семейства могут разноситься ветром на значительно бóльшие расстояния, чем это соответствует обычным представлениям. Вследствие этого процесс расселения вида при редком наличии подходящих условий произрастания приобретает географически дискретный характер.

Несмотря на значительный разрыв ареалов, различать морфологически «европейские», «чукотско-охотские» и «прибайкальские» растения не представляется возможным. Американские формы (*Lysiella obtusata*), напротив, вполне отличимы от евразиатских. Хотя в Берингии ареалы *L. oligantha* и *L. obtusata* соприкасаются, картина заметной интрогрессии видов не наблюдается, что может косвенно говорить о вторичности этого контакта.

ЛИТЕРАТУРА

Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. М., Наука. — Горовой П. Г. (1966). Орхидные. В кн.: Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л., Изд. АН СССР. — Грубов В. И. (1977). Сем. *Orchidaceae* Juss. В кн.: Растения Центральной Азии, 7. Л., Наука. — Комаров В. Л. (1927). Флора полуострова Камчатки, 1. Л., Изд. АН СССР. — Невский С. А. (1935). Сем. Ятрышниковые — *Orchidaceae* Lindl. В кн.: Флора СССР, 4. М.; Л., Изд. АН СССР. — Некрасова В. Л. (1931). Сем. *Orchidaceae* Lindl. — Ятрышниковые. В кн.: Флора Забайкалья, 2. Л., Изд. Троицкосавск. отд. Гос. географ. общ. — Положий А. В. (1966). Сем. Ятрышниковые — *Orchidaceae* Lindl. В кн.: Флора Красноярского края, 4, 5. Новосибирск, Наука. — Попов М. Г. (1957). Флора Средней Сибири, 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — Попов М. Г., Бусик В. В. (1966). Конспект флоры побережий озера Байкал. М.; Л., Изд. АН СССР. — Сергиевская Л. П. (1972). Флора Забайкалья, 4. Томск, Изд. Томск. унив. — Черепнин Л. М. (1959). Флора южной части Красноярского края, 2. Красноярск, Красноярск. кн. изд. — Almquist S., Krok Th. (1958). Svensk flora. Stockholm. — Hultén E. (1943). Flora of Alaska and Yukon, 3. Lunds Univ. Arsskr., N. F., Avd. 2, 39, 1. — Hultén E. (1968). Flora of Alaska and neighboring territories. Stanford. — Hultén E. (1971). Atlas over vaxternas utbredning i Norden. Stockholm. — Hylander N. (1966). Nordisk Kärlväxtflora, 2. Stockholm. — Lid J. (1952). Nordisk flora, ed. 2. Oslo. — Lindley J. (1830—1840). The genera and species of Orchidaceous plants. London. — Pursh F. (1814). Flora Americae Septentrionalis, 2. London. — Reichenbach H. G. (1851). Icones Florae Germanicae et Helveticae, 13—14. Lipsiae. — Rydberg P. A. (1901). *Orchidaceae.* In: Manual of the flora of the Northen states and Canada. N. Y. — Schlechter R. (1918). Mitteilungen über einige europäische und mediterrane Orchideen. I. Feddes Repert., 15 — Schlechter R., Keller G. (1928). Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes, I. Berlin. — Tolmatschew A. I. (1973). Neue daten über die orchideen-verbreitung im äussersten norden eurasiens. Acta Bot. Acad. Sci. Hung., 19, 1—4. — Turczaninow N. (1854). Bul. Soc. Nat. Moscou, 27, 3. — Turczaninow N. (1856). Flora Baicalensi-Dahurica, 2, 2. Mosquae. — Webb D. A. (1980). Gen. *Platanthera.* In: Flora Europaea, 5. London, N. Y.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 IV 1980.

УДК 582.998 (51)

А. А. Мулдашев

НОВЫЙ РОД *PHAEOSTIGMA (ASTERACEAE)* ИЗ ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

A. A. MULDASHEV. A NEW GENUS *PHAEOSTIGMA (ASTERACEAE)* FROM THE EAST ASIA

На основании изучения биоморфологии, географического распространения, анатомии и морфологии плода и пыльцевых зерен описывается новый род *Phaeostigma* (триба *Anthemideae*) из Восточной Азии.

При критическом пересмотре рода *Ajania* Poljak. были выявлены два вида, резко обособленных по ряду признаков от настоящих аяний и имеющих с ними лишь внешнее сходство: *A. salicifolia* (Mattf.) Poljak. и *A. manshurica* Poljak.

В данной работе, кроме биоморфологического исследования, были использованы карпологический [1] и палинологический [2] методы. Выявленную в результате исследования обособленность упомянутых видов можно наглядно показать посредством сравнения их с наиболее типичным и широкораспространенным представителем рода *Ajania* — *A. fruticulosa* (Ledeb.) Poljak. (табл. 1—3; рис. 1, 2).

Из полученных данных видно, что эти два вида представляют своеобразную систематическую группу внутри трибы *Anthemideae*, показывающую лишь отдаленное родство с родом *Ajania* (как и с близкими родами *Brachanthemum* DC. и *Dendranthema* (DC.) Des Moul.) и в некоторой степени с родом *Artemisia* L. (в основном сходство в морфологии пыльцевых зерен), поэтому мы выделяем их в отдельный новый род *Phaeostigma*,[3] который хотя и является по комплексу признаков промежуточным звеном между указанными выше родами, но филогенетически, вероятнее всего, близок к их общим предкам и имел с ними параллельное развитие.

Следует особо остановиться на *A. manshurica*, которая была описана (Поляков, 1955) на основании единственного типового экземпляра, со-

ТАБЛИЦА 1

Сравнение морфологических признаков *Ajania salicifolia*, *A. manshurica* и *A. fruticulosa*

	A. salicifolia, A. manshurica	*A. fruticulosa*
Общее цветоложе	Выпуклое	Коническое
Зубцы венчика цветков диска	Прямостоячие	Отогнутые
Пыльник	С клиновидными нижними придатками	Без нижних придатков или они едва выражены
Антеропод	Ланцетный или яйцевидный	Линейный
Листья	Почти кожистые, без прилистниковидных придатков при основании черешков, без точечных железок	Травянистые, с цельными или рассеченными прилистниковидными придатками, с густо расположенными точечными железками
Опушение	Войлочное из сложных неветвистых и вильчатых паутинистых волосков	Шелковистое или мохнато-шелковистое из двуконечных волосков
Жизненная форма	Полукустарники	Полукустарничек

[1] Для окрашивания одревесневших элементов использовалось действие флюроглицина с соляной кислотой. Из двух указанных видов изучались семянки только у *A. manshurica* из-за отсутствия карпологического материала по первому виду.

[2] Пыльца обрабатывалась ацетолизным методом по G. Erdtman (1943).

[3] От греч. «phaios» — темный и «stigma» — рыльце, из-за бурой окраски рылец во время цветения.

ТАБЛИЦА 2

Сравнение карпологических признаков *Ajania manshurica* и *A. fruticulosa*

	A. manshurica	*A. fruticulosa*
Форма и размеры семянки	Призматическая, с тупой небольшой окраиной, 2.0—2.2 мм дл. и 0.6—0.8 мм шир.	Яйцевидная, без окраины, 1.2—1.7 мм. дл. и 0.4—0.8 мм шир.
	В поперечном сечении овальная или широкоовальная с хорошо выраженными ребрами (у дисковых 6, у краевых — 5 или 4). Число сосудисто-волокнистых пучков соответствует числу ребер	Широкоовальная, без ребер, но со складками перикарпия. Проводящих пучков 5
	Ослизняющиеся клетки отсутствуют	Семянка по окружности с 21—29 крупными ослизняющимися клетками
Перикарпий	Клетки эпидермы одревесневающие	Клетки эпидермы не одревесневающие
	Перикарпий в межреберных участках состоит из 3, а в ребрах — из 6—11 слоев клеток	Перикарпий состоит из 2—3 слоев смятых или разрушенных клеток
	В ребрах хорошо представлена механическая ткань из склеренхиматических клеток с сильно утолщенными и лигнифицированными стенками	Механическая ткань отсутствует

ТАБЛИЦА 3

Сравнение морфологии пыльцевых зерен *Ajania salicifolia*, *A. manshurica* и *A. fruticulosa*

	A. salicifolia	*A. manshurica*	*A. fruticulosa*
	трехбороздно-оровые		
	эллипсоидальные		сфероидальные
Очертание пыльцевых зерен с экватора	Широкоэллиптические		Округлые
Очертание пыльцевых зерен с полюса	Слаботрехлопастные		Трехлопастные
Размеры пыльцевого зерна по полярной оси (*P*)	24.9—29.2 (27.2) мкм	24.9—29.0 (27.0) мкм	23.8—26.7 (25.0) мкм
по экваториальному диаметру (*E*)	21.0—26.8 (24.0) мкм	22.9—26.2 (24.5) мкм	22.3—27.2 (24.9) мкм
Соотношение полярной оси и экваториального диаметра (*P*)/*E*	1.1—1.2 (1.2)	1.0—1.2 (1.1)	1.0—1.1 (1.0)
Толщина экзины (с шипами)	3.8—5.3 (4.4) мкм	4.2—5.7 (4.9) мкм	4.8—6.1 (5.5) мкм
Скульптура экзины	Мелкошиповатая; шипы мелкозубчатой формы, высотой 0.9—1.5 (1.2) мкм, у основания 1.0—1.5 (1.3) мкм	Мелкошиповатая; шипы мелкозубчатой формы, очень мелкие, острые	Крупношиповатая; высота шипов 2.2—3.2 (2.6) мкм, у основания широкие 3.9—5.5 (4.7) мкм

бранного в 1872 г. И. А. Гюльденштедтом на Дальнем Востоке. Образец имеет первоначальное определение «*Tanacetum pallasianum*». Между тем среди гербарных материалов Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР по *Ajania pallasiana* (Fisch. ex Bess.) Poljak. (=*Tanacetum pallasianum* (Fisch. ex Bess.) Trautv. et Mey.) имеется образец с со-

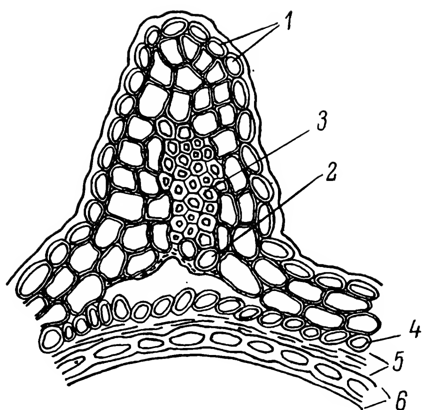


Рис. 1. *Ajania manshurica* (*Phaeostigma variifolium* var. *ramosum*).

1 — эпидермальные клетки, *2* — проводящий пучок, *3* — склеренхиматические клетки, *4* — эпидерма семенной оболочки, *5* — облитерированные клетки паренхимы семенной оболочки, *6* — остатки эндосперма.

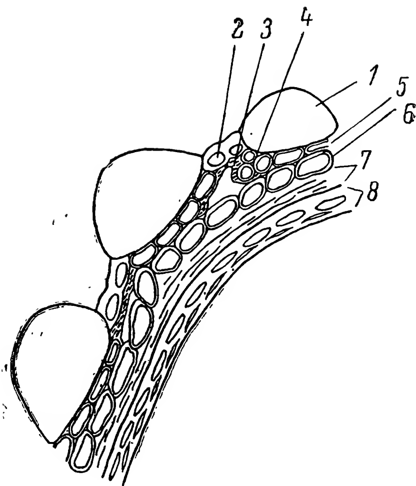


Рис. 2. *Ajania fruticulosa.*

1 — ослизняющаяся клетка, *2* — эпидермальные клетки, *3* — разрушенные клетки плодовой оболочки, *4* — проводящий пучок, *5* — сдавленные клетки эндокарпа; *6*—*8* — то же, что *4*—*6* на рис. 1.

вершенно идентичной копированной этикеткой вышеназванного экземпляра, что вызывает сомнение в правильности этикетирования, так как два разных вида не могли быть собраны под одним номером и с одной оригинальной этикеткой. В. Н. Ворошилов (1966) предположил, что этот экземпляр *A. manshurica* является заносным и не включил его во «Флору советского Дальнего Востока». Однако тот факт, что это растение (в литературе известное под названием *Chrysanthemum variifolium* Chang var. *ramosum* Chang) в основном встречается в Юго-Западном Китае, т. е. имеется слишком большой территориальный разрыв (свыше 2 тыс. км), делает это предположение маловероятным. Учитывая еще то, что место сбора *A. manshurica* (р. Раздольная близ г. Уссурийска) с 1872 г. несомненно не раз посещалось ботаниками и то, что она не была больше найдена, можно с большой долей вероятности предположить, что данный вид «появился» на Дальнем Востоке вследствие путаницы при монтировке или этикетировании.

К новому роду *Phaeostigma* мы также относим *Chrysanthemum quercifolium* (W. W. Smith) Hand.-Mazz., который по морфологическим признакам тесно примыкает к предыдущим видам.

Phaeostigma Muld. gen. nov. (Anthemideae).— Calathidia campanulata, involucri phyllis herbaceo-coriaceis margine membranaceis fuscidulis imbricatis irregulariter tri—quadri-seriatis. Receptaculum (commune) convexum, floribus fertilibus tubulatis, marginalibus femineis, disci hermaphroditis. Corollae flavae, dentibus erectis. Antherae lineares, caudatae, antheropodio lanceolato vel ovoideo valde convexo. Styli lobi truncati, fusciduli. Frutices. Folia integra vel pinnatisecta, subtus compacte albo-tomentosa, supra glabra vel subglabra, glandulis punctiformibus destituta, basi petiolorum sine appendicibus stipuliformibus. Inflorescentia communis corymbosa, compacta, pilis multicellularibus longis furcatis non crebris araneosis vestita. Achenia costata, epapposa, subcoronata.

T y p u s: *Ph. salicifolium* (Mattf.) Muld.

A r e a g e o g r a p h i c a: China (Tsinghai, Kansu, Shensi, Hupei, Szechwan, Yunnan).

A f f i n i t a s. Generi *Artemisia* L. affine, a qua inflorescentia communi corymbosa et antheris caudatis differt, a generibus *Ajania* Poljak. et *Brachanthemum* DC. pollinibus, styli lobis fuscidulis, acheniis alienis, corollae

dentibus erectis, necnon foliis haud punctulatim glandulosis, appendicibus stipuliformibus basi petiolorum destitutis distinguitur.

К новому роду относятся следующие 3 вида.

1. **Phaeostigma salicifolium (Mattf.) Muld. comb. nov.** — *Tanacetum salicifolium* Mattf. 1932, Journ. Arnold Arbor. 13 : 407. — *Chrysanthemum linearifolium* Chang, 1934, Sinensia, 5 : 160. — *Ch. salicifolium* (Mattf.) Hand.-Mazz. 1938, Acta Horti Gotoburg. 12 : 264; Walker, 1941, Contr. U. S. Nat. Herb. 28 : 669; Hu, 1966, Quart. Journ. Taiwan Mus. 19 : 41. — *Ajania salicifolia* (Mattf.) Poljak. 1955, Бот. мат. (Ленинград) 17 : 424, рис. 6 (*а—и*); Iconogr. Cormophyt. Sin. 1975, 4 : 517, icon. n° 6448.

Typus: Central Kansu, Lien hoa shan: among limestone rocks on summit, alt. 3450 m (shrub 60—90 cm, flovers yellow), n° 12 693, July 1926, J. F. Rock (A, isotypi K, LE).

Paratypus: Northern Szechuan (H. Smith, n° 3529, 3620) (A). — Southwestern Szechuan (J. F. Rock, n° 16 918) (A).

Географическое распространение: Северо-восточный Цинхай, Центральный Ганьсу, Сычуань.

Исследованные образцы: Северо-восточный Цинхай: р. Рангхта-гол, № 267, 5 VIII (24 VII) 1872, Н. М. Пржевальский; хр. Южно-Тетунгский 2600 м, sine num., 1 VIII (20 VII) 1880, он же; р. Юсун-хатыма, 2800—3100 м (цв. желт.-зел.), № 544, 23 VII (11 VII) 1880, он же; по берегам р. Да-тунг-хо (Тетунг), в кустарниковых зарослях на перегное, 2100 м, № 480, 14 IX (2 IX) 1901, В. Ф. Ладыгин; Кумирня Чертынтон и Гань-Чаньгомба, на луговых скатах гор, на перегное, 2100—2800 м, № 598, вторая половина сентября (первая треть сентября) 1901, он же. Сычуань: перевал Гума-кика, sine num., 6 VIII (25 VII) 1885, Г. Н. Потанин; р. Ксернцо, sine num., 11 VIII (30 VII) 1885, он же; между Да-цзян-лу и Ли-фань-фу, на перевале Хун-цяо, sine num., 10 VIII (29 VII) 1893, он же.

2. **Phaeostigma variifolium (Chang) Muld. comb. nov.** — *Chrysanthemum variifolium* Chang, 1934, Sinensia, 5 : 161; Hand.-Mazz. 1938, Acta Horti Gotoburg. 12 : 264; Hu, 1966, Quart. Journ. Taiwan Mus. 19 : 44. — *Ajania variifolia* (Chang) Tzvel. 1961, Фл. СССР, 26 : 401; Iconogr. Cormophyt. Sin. 1975, 4 : 514, icon. n° 6441. — *Dendranthema variifolium* (Chang) Worosch. 1966, Фл. сов. Дальн. Вост.: 410.

Typus: Shensi, Tai-pei-shan, n° 548, 1910, W. Purdom (K), non vidi.

Географическое распространение: Южный Шэньси, Хубэй.

Местонахождения даны по литературе.

Phaeostigma variifolium var. ramosum (Chang) Muld. comb. nov. — *Chrysanthemum variifolium* var. *ramosum* Chang, 1934, Sinensia, 5 : 163; Hand.-Mazz. 1938, Acta Horti Gotoburg. 12 : 264; Hu, 1966, Quart. Journ. Taiwan Mus. 19 : 45. — *Ajania manshurica* Poljak. 1955, Бот. мат. (Ленинград) 17 : 420, рис. 2; Цвелев, 1961, Фл. СССР, 26 : 401.

Typus: Shensi, Tsing liang shan, alt. 2400 m, n° 2666, July 1916, Limpricht (K).

Paratypus: Hupeh, Fang hsien, n° 1931, A. Henry (K).

Географическое распространение: Южный Шэньси, Хубэй, Сычуань.

Изученный экземпляр: Hupeh, n° 1931 (?), A. Henry. Местонахождения в Шэньси и Сычуане даны по литературе.

3. **Phaeostigma quercifolium (W. W. Smith) Muld. comb. nov.** — *Tanacetum quercifolium* W. W. Smith, 1913, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 8 : 119. — *Chrysanthemum quercifolium* (W. W. Smith) Hand.-Mazz. 1936, Symb. Sin. 7 : 1112; idem, 1938, Acta Horti Gotoburg. 12 : 271; Hu, 1966, Quart. Journ. Taiwan Mus. 19 : 40.

Typus: Lichiang Range (the eastern flank), lat. 27°25′ N, alt. 11 000—12 000 ft., shady situations in pine forests, shrub of 2—4 ft., flowers brassy yellow, n° 6671, september 1910, G. Forrest (E, photo LE).

Географическое распространение: Северо-западная Юньнань, Сычуань.

Видел только типовой экземпляр из Юньнани. Указание на нахождение в Сычуане дано мною по литературе.

ЛИТЕРАТУРА

Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. М., Наука. — Поляков П. П. (1955). Два новых рода сем. сложноцветных. Бот. мат. (Ленинград), 17. — Erdtman G. (1943). An introduction to pollen analysis. New ser. pl. Sci. Books, 12, Waltham, Mass. USA.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 VI 1980.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9

А. А. Джубанов

О НАХОДКАХ *TURGENIA LATIFOLIA (APIACEAE)* В УРАЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

[A. A. DZHUBANOV. ON THE FINDINGS OF *TURGENIA LATIFOLIA* (*APIACEAE*) IN THE URAL DISTRICT

Тургеневию широколистную *Turgenia latifolia* (L.) Hoffm. до последнего времени в Уральской обл. (Западный Казахстан), несмотря на многочисленные экспедиционные и стационарные работы, не находили. Ближайшие к области местонахождения вида были известны на западе Нижнего Поволжья и в Оренбургской обл. (Леньков, 1932: 154—157). Для Казахстана известно ее распространение по склонам предгорий, залежам и обочинам дорог, в посевах от Тарбагатая до Западного Тянь-Шаня (Коровин, 1950, 1963; Голоскоков, 1972).

Первые находки тургеневии широколистной в Уральской обл. были сделаны сотрудниками кафедры ботаники Уральского государственного педагогического института им. А. С. Пушкина О. Д. Мизриковой и В. Х. Урожок. Впервые они обнаружили ее 26 VI 1971 у пос. Круглоозерное, 29 VI — в окрестностях пос. Скворкино (в гербарии 6 экз.), 13 VII — в парке им. С. М. Кирова в г. Уральске (в гербарии 4 экз.). Следующие находки относятся к 1973 г. Вид был вновь найден у пос. Круглоозерное (29 и 30 VI), в окрестностях пос. Богатск (29 VI), у пос. Янайкино (25 VI), на левобережье р. Урал в окрестностях пос. Учужный затон (26 VI). На этикетках отсутствуют какие-либо сведения о местах произрастания и обилии.

27—29 V 1974 *T. latifolia* нами была найдена южнее: в кювете автомобильной трассы Уральск—Гурьев у пос. Коловертное было обнаружено 20 экземпляров, произраставших группой; 5 экземпляров, росших на значительном удалении друг от друга, были найдены вблизи проселочной дороги в степных западинах с зарослями *Spiraea hypericifolia* L. на восточном побережье Кировского водохранилища; 10 экземпляров найдены по обочинам грейдерной дороги у главного гидроузла на территории Кировского охотничьего хозяйства; 3 экземпляра, произраставших группой на участке комплексной степи, найдены в 3 км севернее пос. Бударино.

Если гербарные образцы О. Д. Мизриковой и В. Х. Урожок были собраны в фазе плодоношения, то наши сборы были сделаны в фазе цветения. Судя по этим скудным данным, тургеневия широколистная в пустынных степях Северного Прикаспия по своему феноритмотипу весенне-цветущее весенне-летнезеленое однолетнее сорное растение.

Таким образом, тургеневия широколистная в начале 70-х годов расселилась вдоль основной автомобильной магистрали Уральск—Гурьев до 100 км на юг от г. Уральска, по которой регулярно осуществляются перевозки грубых кормов (сена, соломы) из областей, где вид произрастает издавна. Она, вероятно, уже натурализовалась в естественной

обстановке пустынных степей и будучи антропофитным видом может легко перейти в агроценозы. Цепляющиеся плоды могут легко распространяться животными на пастбищах. Тургеневия широколистная может стать крайне неприятным засорителем шерсти в районах с развитым овцеводством. Расселение этого вида возможно и с помощью технических средств при перевозках зерна, соломы и сена во время уборочных работ.

ЛИТЕРАТУРА

Голосков В. П. (1972). Сем. Зонтичные — *Umbelliferae*. В кн.: Иллюстрированный определитель растений Казахстана, 2. Алма-Ата. — Коровин Е. П. (1950). Род Тургеневия — *Turgenia* Hoffm. В кн.: Флора СССР, 16. М.; Л. — Коровин Е. П. (1963). Род тургеневия — *Turgenia* Hoffm. В кн.: Флора Казахстана, 6. Алма-Ата. — Леньков П. В. (1932). Семена полевых сорных растений европейской части СССР. М.; Л.

Уральский педагогический институт. Получено 26 XI 1979.

УДК 582.734 (47+57)

Б. Б. Намзалов

POTENTILLA GRACILLIMA (ROSACEAE) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ СССР

B. B. NAMZALOV. *POTENTILLA GRACILLIMA (ROSACEAE)* — A NEW SPECIES FOR THE FLORA OF THE USSR

На нагорье Сангилен (Тувинская АССР) в 1979 г. обнаружен новый для флоры СССР вид — *Potentilla gracillima*, ранее описанный из Монголии. Приводятся некоторые эколого-морфологические особенности вида, а также данные по его фитоценотической приуроченности.

При исследовании степной флоры нагорья Сангилен (Юго-Восточная Тува) по его южному макросклону, входящему в систему бассейна р. Тэсийн-Гол, мы собрали гербарные образцы вида рода *Potentilla* L. Вид этот оказался новым для флоры СССР. Двумя годами ранее он был описан Р. В. Камелиным (1977) по сборам Д. Банзрагча с хребта Хан-Хухийн-Ула из Монгольской Народной Республики в качестве нового для науки — *Potentilla gracillima* R. Kam. Правильность определения растения из Тувы была подтверждена самим автором нового таксона.

Характеризуя новый вид, Р. В. Камелин относит его в группу из родства *P. pensylvanica* L. в широком смысле и обосновывает гибридогенную его природу — от скрещивания *P. tenella* Turcz. и *P. conferta* Bunge. От близкого вида *P. conferta* он легко отличается миниатюрностью, высотой до 10—12 см, заметно более мелкими цветками. Стебли опушены длинными, мягкими, паутинистыми волосками. Прикорневые листья 2—3-парные, до 10—18 мм дл., по краю завернутые, сверху зеленые, слабо коротко опушенные, снизу — серебристо густо войлочно опушенные. Стеблевые листья мелкие, одиночные. Цветки немногочисленные, до 9 мм в диам., желтые, образуют рыхлое соцветие. Внешние чашелистики узколинейные, заметно короче внутренних.

Р. В. Камелин, касаясь распространения вида, допускает, что он нередок на хребте Хан-Хухийн-Ула и его отрогах и, возможно, эндемичен для северо-западной Монголии. Новая находка расширяет немного к северу ареал *P. gracillima*. По нашим данным, флора и растительность нагорья Сангилен (прежде всего передовые хребты его южного макросклона) довольно близки к таковым на хребте Хан-Хухийн-Ула (Карамышева, Банзрагч, 1976).

Ниже мы приводим данные этикеток гербарных образцов *P. gracillima*, собранных нами на территории Тувинской АССР (Гербарий Центрального Сибирского ботанического сада СО АН СССР).

Тувинская АССР, Эрзинский р-н, с. Нарын, уроч. Дэрэлжи, выровненная седловина близ перевала к северу в 0.3 км, 1600 м над ур. м., разнотравная ветреницево-мятликово-овсецовая луговая степь, 8 VII 1979, цв., Б. Б. Намзалов, Л. В. Мечетина; там же, уроч. Дэрэлжи, боковая пологая гряда от горы Хэнгэликтэ (1500 м над ур. м.), склон северо-западной экспозиции, крутизна 25—30°, разнотравная овсецово-типчаково-осочковая степь, 7 VII 1979, цв., Б. Б. Намзалов, Л. В. Мечетина.

Приводим описания фитоценозов, где была зарегистрирована *P. gracillima*.

Описание № 11. 8 VII 1979 г. Тувинская АССР, Эрзинский р-н, с. Нарын, уроч. Дэрэлжи, близ перевала к северу в 0.3 км. Выровненная седловинка среди грядовых скалистых кряжей горы Хэнгэликтэ, высота — 1600 м над ур. м.

Участок по северному, северо-восточному склонам граничит с травяным лиственничным лесом (разнотравно-ветреницево-костровым). Единично по опушке леса встречается подрост лиственницы сибирской. Степь слабо закустарена: *Spiraea hypericifolia* (sol), *Rosa acicularis* (sp). Близ колоний пищух (Ochotona daurica) обильно разрастаются *Phlomis tuberosa*, *Artemisia glauca* и другие виды, создавая сизоватый фон. Аспект степи — желтый с синими пятнами, формируют *Polygala hybrida*, *Galium verum*, *Schizonepeta multifida*, *Campanula glomerata*, *Bupleurum multinerve*.

Фитоценоз — разнотравная ветреницево-мятликово-овсецовая луговая степь. Почва — щебнистый маломощный горный чернозем. Проективное покрытие — 80—90%.

Rosa acicularis	sp	*Thalictrum foetidum*	sp
Helictotrichon desertorum ssp. *altaicum*	cop_2	*Potentilla conferta*	sol
H. hookeri	sp	*P. evestita*	sp
Bromus sibiricus	sp	*P. gracillima*	sp—sol
Phleum phleoides	sp	*Astragalus* sp.	sp
Poa botryoides	cop_1	*Vicia multicaulis*	sp
P. attenuata	cop_1	*Polygala hybrida*	sol—sp
Carex pediformis	sp	*Euphorbia discolor*	sp
Allium lineare	sol	*Bupleurum multinerve*	sp
Spiraea hypericifolia	sol	*Peucedanum vaginatum*	sol
Gentiana decumbens	sol	*Artemisia santolinifolia*	sol_{gr}
G. macrophylla	sp	*A. glauca*	sp_{gr}
Phlomis tuberosa	sp_{gr}	*A. depauperata*	sp—sol
Schizonepeta multifida	sp	*A. commutata*	sp
Veronica incana	sp.	*A. dolosa*	sp
Galium verum	sp—cop	*Aster alpinus*	sp
Valeriana officinalis	sol	*Silene repens*	sol
Campanula glomerata	sp	*Polygonum alpinum*	sp
Diantus versicolor	sol	*Myosotis* sp.	sp_{gr}
Anemone sylvestris	sp—cop_1	*Stellaria bungeana*	sp

Описание № 21. 7 VII 1979. Тувинская АССР, Эрзинский р-н, с. Нарын, уроч. Дэрэлжи, в 1.3 км к юго-востоку от колодца. Боковая гряда, идущая от горы Хэнгэликтэ к долине речки Марат, высота — 1500 м над ур. м. Склон северо-западной экспозиции, крутизна 25—30°.

От основной гряды, разветвляясь во все стороны, спускается ряд пологих эрозионных балок. Вершинки балок с выходами пород сильно закустарены *Caragana bungei*, *C. splendens*, *Lonicera microphylla*, *Spiraea hypericifolia*, *Cotoneaster melanocarpus*. Склоны южных экспозиций покрыты щебнистой злаковой степью со *Stipa glareosa*. По северному склону — разно-

травно-стоповидноосоковые степи. Для днищ распадков пологих балок характерен лиственничный травяной лес (разнотравно-овсецовый), с которым контактирует описываемый участок.

Фитоценоз — разнотравная овсецово-типчаково-осоковая степь. Почва — обыкновенный щебнистый малоразвитый горный чернозем. Проективное покрытие — 70%. Ярусность не выражена. Слабо закустарена спиреей средней и караганой Бунге.

Spiraea media	sp_{gr}	*Coluria geoides*	sp—sol
Ephedra monosperma	sp—sol	*Stevenia cheiranthoides*	sp
Festuca valesiaca	$sp—cop_1$	*Caragana bungei*	sol
Helictotrichon desertorum		*Astragalus adsurgens*	sol
ssp. *altaicum*	sp—cop	*Oxytropis leocatricha*	sol
H. hookeri	sp	*O. strobilacea*	sp
Koeleria cristata	sp	*Thermopsis lanceolata*	sol
Poa botryoides	sp	*Caragana pygmaea*	sp
Stipa capillata	sp—sol	*Phlomis tuberosa*	sp_{gr}
S. krylovii	sp	*Veronica incana*	sp
Carex pediformis	cop_1	*Scabiosa ochroleuca*	sp
Iris flavissima	sol	*Artemisia commutata*	sp
Pulsatilla bungeana	sp	*A. frigida*	sp
P. multifida	sp—sol	*A. glauca*	sol_{gr}
Potentilla acaulis	sol—sp	*Aster alpinus*	sp
P. bifurca	sol	*Thalictrum foetidum*	sol
P. gracillima	sol		

Таким образом, обнаруженные на территории Тувинской АССР местонахождения *Potentilla gracillima* пополняют флору СССР новым видом и расширяют ареал вида, считавшегося эндемичным для северо-западной Монголии. *P. gracillima* — по экологии мезоксерофит, как характерный ассектатор встречается в составе разнотравно-стоповидноосоковых, овсецовых горных степей.

ЛИТЕРАТУРА

Камелин Р. В. (1977). Новый вид лапчатки (*Potentilla* L.) из Монгольской Народной Республики. Нов. сист. высш. раст., 14. — Карамышева З. В., Банзрагч Д. (1976). Растительность хребта Хан-Хухийн-Ула и южной части Убсунурской впадины. В кн.: Структура и динамика основных экосистем. МНР. Л., Наука.

Центральный сибирский
ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 7 IV 1980.

УДК 005 : 576.16 (22)

Г. В. Железнова, А. Н. Лавренко

О НОВЫХ ДЛЯ ОСТРОВА ВАЙГАЧ ВИДАХ РАСТЕНИЙ

G. V. ZHELEZNOVA, A. N. LAVRENKO.
ON THE NEW SPECIES FROM VAIGACH ISLAND

Приводятся данные о нахождении на о. Вайгач 6 видов растений, ранее не известных для данного района. Дается характеристика их географического распространения в европейском секторе Арктики.

В результате обработки гербария, собранного Г. В. Железновой на о. Вайгач летом 1978 г, выявлено шесть новых для флоры острова видов растений. Последняя изучена довольно неравномерно, большинство

сборов и литературных указаний, суммированных А. И. Толмачевым (1936), относятся к территории бухты Варнека, расположенной в юго-западной части острова. Сбор растений, указанных в статье, также проводился в этом районе. В результате исследований обнаружено 152 вида, относящихся к 82 родам и 32 семействам. Гербарий хранится в Институте биологии Коми филиала АН СССР, обработка его осуществлялась А. Н. Лавренко, В. А. Мартыненко и З. Г. Улле.

При анализе распространения вновь обнаруженных видов островной флоры мы использовали в основном литературные данные, а также результаты сборов, проведенных группой под руководством А. Н. Лавренко в районе пос. Амдерма на севере Югорского п-ова летом 1980 г.

Festuca brachyphylla Schult. et Schult. f. — циркумполярный арктический вид, распространенный также в высокогорьях Азии и Америки (Цвелев, 1974, 1976). На крайнем северо-востоке Европы до сих пор был известен с Пай-Хоя на Югорском п-ове, а также с Новой Земли (Цвелев, 1974; Ребристая, 1977), причем авторы отмечают немногочисленность достоверных образцов с Пай-Хоя. На о. Вайгач найден впервые в районе бухты Красной на высоком берегу среди разнотравья (31 VII). По нашим наблюдениям, вид обычен в окрестностях пос. Амдерма. Здесь он принимает участие в сложении осоково-моховых пятнистых тундр и береговых речных осыпей и склонов. В настоящее время распространение вида в рассматриваемом регионе представляется нам сплошным, захватывающим север Югорского п-ова, о. Вайгач и Новоземельский архипелаг.

Festuca ovina L. — бореальный евразиатский вид. Согласно Н. Н. Цвелеву (1974), отсутствует на севере Югорского п-ова и о. Вайгач, где замещается гибридогенным *F. vivipara* (L.) Smith. О. В. Ребристая (1977) также не приводит этот вид для Карского побережья. В 1978 г. *F. ovina* была обнаружена на о. Вайгач в окрестностях оз. Пайгото (Пайхато) в дриадовой тундре (9 VIII). Это местонахождение выглядит оторванным от основного ареала и в значительной степени изолированным. Однако в 1980 г. нами были найдены вполне типичные экземпляры *F. ovina* в окрестностях пос. Амдерма на материковом побережье. Нам кажется вполне вероятным более широкое, хотя и нерегулярное распространение в этом районе рассматриваемого вида, участвующего в сложении моховых и дриадовых тундр и травянистых склонов. Следует также отметить, что *F. ovina* встречается совместно с близкородственным видом *F. vivipara*, последний занимает, однако, обнаженные щебнистые субстраты и растет по береговым осыпям и обнажениям.

Potentilla gelida C. A. Mey. — арктоальпийский вид, связанный в своем распространении с горными системами Евразии. На северо-востоке Европы известен в основном на Урале и Пай-Хое (Кобелева, 1976), в последнем случае наиболее северным местонахождением его была гора Хуптпэ (Ребристая, 1977). Вид найден на о. Вайгач близ озера Пайгото в разнотравно-осоково-моховом ивняке (7 VIII). Данное местонахождение изолировано от основного ареала, что, как и в первых двух случаях, может быть связано с неполнотой данных о его распространении на севере Югорского п-ова. Следует отметить, что этот вид также обнаружен нами в окрестностях пос. Амдерма.

Potentilla egedii Wormsk. — циркумполярный вид, распространенный по морским побережьям в тундровой и на севере лесной зон. Очень редок на востоке Большеземельской тундры (Кобелева, 1976). Найден на о. Вайгач в устье р. Красной в прибрежном осочнике (30 VII). Можно предположить, что вид проник на остров с западного материкового побережья в относительно недавнее время путем заноса диаспор.

Angelica archangelica L. — бореальный евразиатский вид. На Югорском п-ове не известен. Ближайшие местонахождения относятся к району Воркуты и южному побережью Печорского моря (Тихомиров, 1977). На о. Вайгач найден в устье р. Красной, у левого песчано-галечникового берега (31 VII). Вегетативные побеги росли из-под бревен обычного по мор-

ским побережьям плавника. В данном случае очень велика вероятность недавнего заноса. Возможно также, что он происходит периодически.

Pinguicula alpina L. — гипоарктоальпийский циркумполярный вид. Найден на высоком берегу Баренцева моря у бухты Красной в дриадовой тундре (24 VII). Ранее известен из значительно более южных районов Большеземельской тундры (Ребристая, 1977; Мартыненко, 1977). Столь удаленное от основного ареала вида местонахождение носит, вероятно, реликтовый характер.

ЛИТЕРАТУРА

К о б е л е в а Т. П. (1976). Род *Potentilla* L. Флора северо-востока европейской части СССР, 3. Л. — М а р т ы н е н к о В. А. (1977). Род *Pinguicula* L. Флора северо-востока европейской части СССР, 4. Л. — Р е б р и с т а я О. В. (1977). Флора востока Большеземельской тундры. Л. — Т и х о м и р о в В. Н. (1977). Род *Angelica* L. Флора северо-востока европейской части СССР, 4. Л. — Т о л м а ч е в А. И. (1936). Новые данные о флоре острова Вайгач. Бот. ж., 21, 1. — Ц в е л е в Н. Н. (1974). Род *Festuca* L. Флора северо-востока европейской части СССР, 1. Л. — Ц в е л е в Н. Н. (1976). Род *Festuca* L. Злаки СССР. Л.

Институт биологии
Коми филиала АН СССР,
Сыктывкар.

Получено 29 X 1979.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 502.7 (470.311)

Е. Е. Гогина, В. С. Новиков, А. К. Скворцов, В. Н. Тихомиров

О КАДАСТРЕ БОТАНИЧЕСКИХ ОБЪЕКТОВ, НУЖДАЮЩИХСЯ В ОХРАНЕ НА ТЕРРИТОРИИ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

E. E. GOGINA, V. S. NOVIKOV, A. K. SKVORTSOV, V. N. TIKHOMIROV. ON THE CADASTRE OF BOTANICAL OBJECTS TO BE PROTECTED IN THE MOSCOW DISTRICT

Охарактеризована работа большого коллектива московских ботаников по выявлению схемы нуждающихся в охране территорий и отдельных ботанических объектов Московской обл.

В течение 1977 и 1978 гг. на территории Московской обл. были проведены поисковые исследования с целью выявления нуждающихся в охране ботанических объектов и составления их кадастра.

Работа проводилась в связи с решением Института Генпланов Главного архитектурно-планировочного управления (ГлавАПУ) Мособлисполкома включить необходимые по охране природы области меры в перспективный план ее хозяйственного развития.

Несмотря на то что территория Московской обл. довольно хорошо изучена во флористическом и геоботаническом отношениях, объем исследований и отведенные на них сжатые сроки потребовали консолидации сил столичных ботаников. Было проведено три координационных совещания, к участию в которых был привлечен широкий круг специалистов. На совещаниях были сформулированы критерии выделения нуждающихся в охране объектов, обсуждены и отработаны вопросы их обследования и оценки, согласованы основные этапы и сроки работ.

Территория области была разделена на секторы и распределена между учреждениями и отрядами. Бóльшая часть работы была выполнена сотрудниками Ботанического сада Московского государственного университета (МГУ) (В. С. Новиков, Г. Г. Куликова, Т. И. Варлыгина, Н. Б. Октябрева, К. В. Киселева и др.) и Главного ботанического сада АН СССР (ГБС) (Е. Е. Гогина, А. Е. Маценко, Г. М. Проскурякова, Р. А. Ротов, Н. В. Трулевич и др.). Ботанический сад МГУ, выполнявший роль ответственного исполнителя, согласно хоздоговору с ГлавАПУ Мособлисполкома, обследовал преимущественно восточную часть области, Главный ботанический сад — ее западную часть. В обследовании отдельных объектов и районов приняли участие и специалисты из других учреждений: Приокско-Террасного государственного заповедника, Центральной лаборатории охраны природы Министерства сельского хозяйства СССР, кафедр геоботаники и высших растений биологического факультета МГУ и Тимирязевской сельскохозяйственной академии. Существенную помощь оказали также сотрудники Московского областного и Орехово-Зуевского педагогических институтов и особенно студенты — члены дружин по охране природы биологических факультетов МГУ и Московского государственного педагогического института. Очень полезно было участие в работе зоологов МГУ.

Параллельно с этим на территории области также по заданию института Генпланов работали сотрудники Лаборатории лесоведения АН СССР, подготовившие предложения о создании ряда лесных резерватов. Сотрудники отдела дендрологии ГБС обследовали 222 старинных парка и усадьбы и выделили 80 наиболее ценных объектов, заслуживающих первоочередной охраны.

При подготовке к полевым работам был составлен обширный предварительный список мест, подлежащих обследованию. В него были включены наиболее сохранившиеся участки зональных растительных сообществ, редкие и необычные для Московской обл. растительные сообщества, местонахождения редких, исчезающих и сокращающих ареал видов, а также видов, находящихся в области у границ своего распространения.

Данные для предварительного списка объектов были взяты из специальной литературы, гербарных хранилищ (МГУ, ГБС, Ботанического института АН СССР) и производственных справочников. Был составлен список видов растений Московской обл., требующих особого внимания, в том числе включенных в «Красную книгу» (1975), известных на территории области из одного или немногих местонахождений и предположительно исчезнувших. По возможности полно учитывались материалы и предложения различных организаций и отдельных специалистов, проводивших исследования на территории области: ландшафтной экспедиции географического факультета МГУ, дружины биологического факультета МГУ по охране природы, диссертационной работы Н. Т. Холоповой (1970) по проблемам охраны природы области и др.

Этот предварительный список содержал, конечно, ряд устаревших данных и требовал проверки и уточнения. В таких густонаселенных областях, как Московская, с высоким уровнем развития промышленности, сельского хозяйства и транспортной сети и интенсивным рекреационным использованием территории, растительный покров претерпевает быстрые изменения и данные о состоянии отдельных ценных ботанических объектов нуждаются в постоянном обновлении. Особенно наглядно это выяснилось при проверке прежних предложений по охране болот. Их предварительный список, составленный по данным справочной литературы, включал 181 болото, но проверка на месте показала, что из них сохранилось не более 50. Большая часть болот осушена или разработана, на месте некоторых организованы прудовые хозяйства.

Обследование участков по предварительному списку дополнялось поиском новых ценных ботанических объектов, в особенности в районах с более слабо изученным растительным покровом. Большая площадь области — 47 тыс. км^2 (более чем в 1.5 раза превышает площадь Бельгии), разная степень ее изученности, ограниченное число специалистов, которые могли принять участие в работе, и сжатые сроки обследования не позволили с исчерпывающей полнотой обследовать все районы. Между тем даже в таком районе, как восточный, Мещерский, изучение которого ведется ботаническим садом МГУ в течение ряда последних лет, удалось выявить новые для флоры области и района виды, уникальные и редкие растительные сообщества (леса с *Dentaria bulbifera* L. в травяном покрове, болота с зарослями *Betula humilis* Schrank и др.). На территории области обнаружен ряд новых местонахождений редких видов, в том числе новые местонахождения *Fritillaria meleagris* L., *Lilium martagon* L., *Cypripedium calceolus* L., *Epipogium aphyllum* (F. W. Schmidt) Sw., *Lunaria rediviva* L., *Tulipa biebersteiniana* Schult. et Schult. f. и др.

Каждый из отобранных для охраны и включения в кадастр объектов был снабжен паспортом и схемой. Паспорт объекта содержал следующие данные: 1. Наименование объекта и его характер. 2. Местонахождение. 3. Землепользователь. 4. Наличие постановлений органов власти, касающихся объекта. 5. Наличие законодательства, согласно которому выделяется объект. 6. Площадь и краткое описание границ. 7. Значение

объекта. 8. Исторические сведения об объекте. 9. Описание объекта. 10. Состояние объекта. 11. Обоснование необходимости охраны. 12. Желательная форма охраны. 13. Режим охраны. 14. Мероприятия, необходимые для обеспечения природоохранного режима. 15. Стоимость предлагаемых мероприятий по охране объекта. 16. Организация, на которую возложена охрана объекта. 17. Составитель. К каждому паспорту приложена схема объекта в масштабе 1 : 200 000 с прилегающими участками, что позволяет легко определить положение объекта. Все схемы выполнены З. А. Ивановой (МГУ).

Как видно из перечня разделов паспорта, его составители должны были уточнить юридический статус объекта, собрать сведения об его истории и рассчитать стоимость предлагаемых охранных мероприятий. В процессе работы выяснилось, что, помимо постановлений Совета Министров СССР и РСФСР и Мособлисполкома, определивших форму и режим охраны ряда территорий в Московской обл., существуют также решения районных и городских Советов народных депутатов и приказы по ведомственным учреждениям, закрепляющие охранный режим использования территорий. Примером могут служить особо ценные участки леса на территории ряда лесничеств (Нудольского, Порецкого и др.), выделенные приказами по Управлению лесного хозяйства. Сюда же относятся участки дичеразведения и охотничьи заказники, учрежденные приказами Госохотинспекции при Мособлисполкоме. В последние годы развернулась работа по охране территорий, прилегающих к городам. Например, в 1977 г. решением Пущинского горсовета взято под охрану 14 ландшафтных, речных, болотных и овражных объектов.

Все эти сведения необходимо было учесть и отразить в паспортах. В них включались и исторические сведения, без которых порой трудно составить полное представление о значимости объекта. В дополнение к этому по прейскурантам стоимости строительных работ, работ по зеленому строительству и существующим должностным окладам были высчитаны затраты на установку шлагбаумов, маркировку границ и аншлагов, сооружение оград, увеличение штата егерей и т. п. Таким образом, предлагаемые для охраны объектов меры нашли в каждом паспорте и стоимостное выражение.

По материалам паспортов был составлен общий аннотированный перечень — кадастр подлежащих охране ботанических объектов с основными, более краткими сведениями о них. В кадастре для каждого объекта указаны: 1. Номер паспорта. 2. Наименование, местонахождение, площадь. 3. Характер и значение. 4. Наличие постановлений органов власти, касающихся объекта. 5. Форма охраны. 6. Землепользователь и организация, на которую возлагается охрана. 7. Примечания.

В общей сложности на территории области выделены и включены в кадастр 99 ботанических объектов, нуждающихся в охране, в том числе и те из взятых уже под охрану объектов, чьи границы предложено изменить в результате проведенного обследования.

Неоднородность выделенных объектов обусловила значительные различия размеров их площадей. Наряду с крупными (площадь от 2 до 10 тыс. га) объектами комплексного значения, включающими лесные, водные, болотные и луговые экосистемы, в кадастр включены и изолированные местонахождения редких видов, занимающие весьма ограниченные площади, иногда до 1 га. Примером могут служить единственное известное в Московской обл. местонахождение *Cortusa matthiolii* L., в котором насчитывается ныне не более трех десятков экземпляров (на опушке смешанного леса близ выхода родника у подножья коренного берега р. Москвы), и местонахождение весьма редкой для Московской обл. *Cardamine trifida* (Poir) B. M. G. Jones (участок с разреженной травянистой растительностью на дне пересыхающего водостока в сосново-березовом лесу).

Наиболее обычные размеры объектов — 100—500 га. Общая их площадь равна 64641.55 га, что составляет 1.4% от территории области. Ряд выделенных объектов находится на территории водоохранных лесов или в пределах зеленых зон городов.

Как правило, объекты отнесены к двум категориям охраны — памятникам природы и заказникам. Лишь в двух случаях — для территории упраздненных в 1951 г. Верхне-Москворецкого и Глубоко-Истринского заповедников — предлагается восстановить заповедную форму охраны. Оба объекта имеют комплексное — научное и водоохранное — значение и еще сохранили ценные лесные массивы и местообитания редких видов растений и животных.

Формы охраны того или иного объекта определялись с учетом его значения, площади и положения в сукцессионном ряду растительных сообществ. Бо́льшая часть выделенных участков отнесена к категории ботанических заказников (82), меньшая — к числу памятников природы (размеры последних, как правило, меньше).

Квалифицируя тот или иной природный объект в отношении его статуса и формы охраны, составители кадастра исходили из того, что к числу памятников природы должны принадлежать объекты либо уникальные, либо представляющие особую ценность, и на их территории поэтому должна быть полностью исключена какая бы то ни было хозяйственная деятельность. Таковыми явились небольшие сфагновые болота, известняковые обнажения с кальцефильными видами и степными элементами у с. Коробчеево, озеро Соколовское, Боровской курган, местообитания особо редких видов и др. Территория заказников, как правило, более обширна, и на ней допускаются некоторые формы хозяйственной деятельности, не влекущие за собой ухудшение состояния основного объекта охраны (например, «сенокошение на полянах», «регламентированный сбор грибов и ягод», «ловля рыбы в озерах», «купание в строго определенных местах»).

В ходе работ стало очевидным, что действенная охрана природы Московской обл. сейчас уже не может быть обеспечена лишь ее традиционными формами, направленными на сохранение отдельных видов и эталонных участков растительности. Растительный покров области сейчас обнаруживает значительные и повсеместные изменения. Интенсивное хозяйственное развитие и дальнейшее увеличение рекреационных нагрузок в недалеком будущем еще более обострят положение. Для сохранения оздоровительной, средообразующей и водоохранной роли растительного покрова и биологических ресурсов области недостаточно охраны 1.5% ее территории. Для этого нужны более широкие комплексные меры, включающие создание системы охраняемых территорий с различным по строгости режимом охраны — от полностью заповедных участков до зон охраняемого ландшафта с общим щадящим режимом использования растительного покрова. Поскольку неорганизованная интенсивная рекреационная нагрузка способна нанести природе не менее сильный урон, чем все другие формы антропогенного воздействия, она подобно им подлежит регламентации.

Наилучшим путем разрешения проблемы является, по нашему мнению, функциональное зонирование области, сочетающее зоны интенсивного хозяйственного использования и зоны отдыха с системой природоохранных территорий. Общая площадь в той или иной мере охраняемых экосистем должна составлять не менее $^1/_3$ от всей территории области. Бо́льшая часть этих территорий не исключается из хозяйственного использования, но оно должно быть ограничено, чтобы не оказывать разрушающего влияния на растительный покров.

Исходя из этих соображений, кадастр предлагаемых к охране ботанических объектов был дополнен предложениями о выделении на территории области 23 природоохранных зон, более или менее равномерно размещенных в ее различных ботанико-географических районах. При их

выделении учитывались значение данного участка территории для поддержания общего экологического равновесия области, распределение отдельных нуждающихся в более строгой охране объектов, живописность и типичность ландшафта и общая сохранность растительного покрова. В эти зоны, как правило, включались истоки рек и бассейны крупных озер и водохранилищ, где большие площади занимают водоохранные леса. При этом предусматривалась также возможность создания вблизи природоохранных территорий специальных рекреационных зон, способных отвлечь от охраняемых объектов основную массу отдыхающих и туристов.

Наряду с этим учитывались и возможности совмещения задач охраны природы и памятников культурно-исторического значения. Так, например, к рекреационной зоне по берегам Истринского водохранилища с историко-архитектурным ансамблем Ново-Иерусалимского монастыря предложено присоединить с северо-запада и юго-востока две природоохранные территории с имеющими существенное водоохранное значением лесными массивами и местообитаниями редких видов. На территории Можайского р-на предложено выделить Верхне-Москворецкую природоохранную зону, которая включает территорию бывшего Верхне-Москворецкого заповедника, знаменитые посадки деревьев и кустарников К. Ф. Тюрмера и ландшафтно-исторический парк в Порецком лесничестве, а также ценные кварталы ельников в Москворецком лесничестве. С юго-востока к ней примыкает зона рекреации и туризма, включающая Бородинское поле и его окрестности.

В пределах таких зон могут наиболее успешно сочетаться интересы охраны растительного и животного мира. Так, в природоохранную зону на севере области предложено включить обширный Дубненский болотный массив, журавлиный и бобровый заказники и окрестности Большого и Малого Туголянских озер. Режим облегченного хозяйственного использования должен создать вокруг мелких заповедных участков необходимую буферную зону, ослабляющую неблагоприятное влияние на окраинах, и вместе с тем обеспечить сохранение видов, связанных с производными типами растительных сообществ.

На базе природоохранных зон в будущем могут быть созданы природные парки с постоянными туристскими тропами, проложенными в обход наиболее ценных и уязвимых участков, а также музеи природы, русской старины и традиционного быта.

Главная задача их заключается, однако, в поддержании экологического равновесия и оздоровлении воздушного и водного бассейнов области. Эта функция природных экосистем обеспечивает благоприятные условия для жизни и отдыха многомиллионного населения столицы и области, способствует повышению урожайности сельскохозяйственных культур и должна обязательно учитываться при составлении планов перспективного хозяйственного развития.

Наилучшие возможности для сохранения генофонда флоры и всего многообразия растительных сообществ, представленных на территории области, создаются при их комплексировании с этой важнейшей задачей. Поэтому от хозяйств, на территории которых находятся охраняемые объекты природы, необходимо требовать соблюдения режима пользования и охраны, включая эту работу в их производственные планы. Обязательства землепользователей соблюдать определенный режим охраны выделенных объектов должны утверждаться решением Московского областного Совета народных депутатов. Несоблюдение режима охраны приравнивается к нарушению любых других его постановлений. Вопрос о том, кто и как должен контролировать соблюдение режима охраны выделенных объектов, еще окончательно не разработан; предлагается, чтобы контроль за их состоянием осуществляли областное и районные отделения Всероссийского общества охраны природы в контакте с научными учреждениями соответствующего профиля.

Необходимо выработать и провести в жизнь положение о том, что выполнение планов и заданий по охране природы — важная часть общего народнохозяйственного плана, не уступающая по значимости планам получения определенного урожая сельскохозяйственных культур и выхода мяса с определенной площади угодий. Более того, если снижение урожая в текущем году можно, как правило, компенсировать в будущем, то разрушенная природная экосистема нередко невозобновима. Исходя из этого, задания землепользователям по сохранению на их территории подлежащих охране природных объектов должны быть объективно даже более строгими, чем любые остальные разделы хозяйственных плановых заданий.

ЛИТЕРАТУРА

Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. (1975). Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., Наука. — Холопова Н. Т. (1970). Проблема охраны природы Московской области. Моск. обл. пед. инст.

Московский государственный университет,
Главный ботанический сад АН СССР,
Москва.

Получено 5 XI 1979.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 0.19.941 : (0.45) : 582.26

R. Simonsen. The Diatom System: Ideas on Phylogeny. Bacillaria. 2. Braunschweig, 1979. J. Cramer.: 9—71, with 3 figures and 3 appendices. **(Р. Симонсен. Система диатомовых водорослей: Мысли о филогении.** 1979)

N. I. KARAJEVA, I. V. MAKAROVA. *R. SIMONSEN.* THE DIATOM SYSTEM: IDEAS ON PHYLOGENY. 1979

«Нам предстоит пройти еще долгий путь, прежде чем система диатомовых водорослей сможет быть названа „естественной“ классификацией». Этими словами заканчивает свою статью один из ведущих диатомологов мира — доктор Р. Симонсен, опубликовавший свой новый вариант классификационной системы диатомовых водорослей. Значение этой работы станет ясным, если отметить, что диатомология в последнее десятилетие испытывала определенный кризис, связанный с неудовлетворительностью существующих классификаций. Попытки модернизировать систему диатомовых водорослей (Hendey, 1937, 1964; Patrick, Reimer, 1966, и др.) хотя и предпринимались, но не были успешными, так как основывались на исследованиях в световом микроскопе и были слабо обоснованы филогенетически. Обобщив новые литературные данные о морфологии панциря диатомей, полученные в результате применения сканирующего электронного микроскопа (СЭМ), и собственные наблюдения, Симонсен получил обширный материал для рассмотрения с новых позиций классификации диатомовых водорослей и уточнения филогенетических связей между семействами. Этот раздел до сих пор оставался наиболее уязвимым и недостаточно разработанным. Несмотря на то что некоторые предлагаемые автором положения, по нашему мнению, дискуссионны, иногда недостаточно убедительны, статья представляет особый научный интерес и заслуживает пристального изучения.

Одним из наиболее важных достижений, полученных с помощью СЭМ за последнее десятилетие, Симонсен считает открытие на створке диатомовых водорослей выростов двух типов — с опорами и двугубых (Hasle, 1972; Ross, Sims, 1972). Наличие этих выростов, расположение и количество их на створке использованы автором статьи как наиболее важные филогенетические и диагностические критерии в таксономии диатомей. По его мнению, двугубые выросты присущи всем диатомовым водорослям (хотя они часто проявляют тенденцию к редукции) и являются их специфической особенностью, как и двустворчатое строение панциря. Другим важным достижением на современном этапе Симонсен считает введение «Предложений по стандартизации терминологии и диагнозов диатомовых водорослей» (Anonymous, 1975), что дало возможность при обсуждении морфологии панциря пользоваться общепринятыми терминами.

Симонсен рассматривает диатомовые водоросли как класс с двумя порядками, 5 подпорядками, 21 семейством, 234 родами и 25 родами неясного положения и 16 родами, описанными по спорам. В рецензируемой работе Симонсен по-прежнему подчеркивает, что диатомовые водоросли необходимо делить на центрические и пеннатные. Он приводит аргументы в пользу целесообразности такого деления: 1) различия в морфологии, в результате которых в одном случае структурным центром створки является

точка, в другом — линия, хотя при этом имеются исключения, например некоторые *Odontella*; 2) оогамия, известная у центрических диатомей и отсутствующая у пеннатных. Процесс, описанный H. Stosch (1958)для *Rhabdonema adriaticum* Kütz., Симонсен рассматривает не как настоящую оогамию, а скорей как анизогамию. Он также отмечает, что отделение шовных диатомей от всех остальных было бы более логичным. Превращение же двугубых выростов в систему шва Симонсен относит к второстепенным явлениям по сравнению с отсутствием оогамии.

После введения два последующих раздела работы озаглавлены «*Centrales*» и «*Pennales*» и содержат объяснения к предлагаемой классификации этих порядков с точки зрения филогенетических связей таксономических групп, на которые они разделены. Излагая ниже содержание этих разделов, мы сочли возможным сделать это близко к тексту не только в отношении содержания, но и языка, насколько это возможно в подобной ситуации. Последнее касается прежде всего терминов, связанных с ультраструктурой, которые в диатомологии еще окончательно не разработаны.

Краткое содержание раздела «Centrales»

Порядок делится на три подпорядка, соответствующие, по мнению автора, трем эволюционным ветвям центрических диатомей: *Coscinodiscineae*, *Rhizosoleniineae* и *Biddulphiineae*. Отмечены следующие признаки, встречающиеся во всех трех ветвях, особенно у примитивных форм: 1) один двугубый вырост в центре или близ центра створки; 2) створки с развитой (по длине) центральной осью; 3) неравноценность или несходство двух створок (разностворчатость) одного панциря по размерам или по структуре, а иногда по обоим признакам; 4) образование покоящихся спор. Последняя особенность характерна обычно для представителей менее высокоорганизованных семейств подпорядков *Coscinodiscineae* и *Biddulphiineae*, хотя имеются исключения. Симонсен считает, что виды, способные образовывать споры, находятся на низком эволюционном уровне.

Рассуждая о филогении отдельных групп, автор подчеркивает, что он прибегает к предположениям как к умозрительному приему, помогающему в работе, и, надо отметить, широко и довольно смело пользуется им.

I. *C o s c i n o d i s c i n e a e*. Подпорядок с 6 семействами характеризуется наличием на створке краевого кольца выростов, хотя в отдельных родах выросты редуцированы (*Corethron* Castr., *Leptocylindrus* Cl.). По всем остальным признакам эти роды вписываются в подпорядок, например, по такому признаку, как первично актиноморфная симметрия створки, в то время как полярность, отмечающаяся иногда в подпорядке, вторична (*Hemidiscus* Wallich, некоторые *Actinocyclus* Ehr. и др.).

Развитие краевого кольца выростов дает основание Симонсену полагать, что рассматриваемый подпорядок — эволюционно более молодая группа по сравнению с двумя другими подпорядками.

1. Сем. *Thalassiosiraceae* Lebour emend. Hasle с 14 родами характеризуется организмами со створками, обладающими краевым кольцом из выростов с опорами: признак, присущий только представителям этого семейства. Кроме того, у них есть один (иногда более одного) двугубый вырост, расположенный обычно в пределах кольца выростов с опорами. Ареолы локулярные, с отверстием (форамен) на наружной и крибрумом на внутренней поверхности створки. Колонии нитевидные, иногда клетки соединяются выростами (*Sceletonema* Grev.). Отмечены покоящиеся споры. Симонсен отмечает, что выросты с опорами не могли развиться из двугубых выростов и образовались самостоятельно. Он предполагает, что эта группа родов отделилась от эволюционной линии, несущей генетическую информацию о формировании краевого кольца выростов, до того как последовала дополнительная информация о характере колец выростов как двугубых. Мы считаем, что это в высшей степени умозрительно и противоречит предыдущим высказываниям автора. Но это, однако, дало автору основание

обособить это семейство от остальных семейств подпорядка и считать его первым.

В это же семейство Симонсен включил род *Aulacosira* Thw. — группу пресноводных планктонных видов, ранее рассматриваемых в составе рода *Melosira* — это *M. granulata* (Ehr.) Ralfs, *M. italica* (Ehr.) Kütz., *M. islandica* O. Müll, *M. distans* (Ehr.) Kütz. и другие близкие виды. О том, что эта группа диатомей заслуживает выделения в самостоятельный род, писали R. Ross и P. Sims (1973), но они не определили ее положения. Симонсен поместил *Aulacosira* в сем. *Thalassiosiraceae* на основании строения ареол, наличия одного, реже двух краевых двугубых выростов, полагая, что выросты с опорами в этой группе редуцированы. Он отметил, что не видит иных путей развития этих чисто планктонных пресноводных видов, нежели как из сем. *Thalassiosiraceae* и, возможно, из рода *Sceletonema*, в котором известны пресноводные виды. Однако мы считаем, что это сделано довольно произвольно, так как образование колоний путем соединения клеток шипами не совсем обычно для указанного семейства. Кроме того, вегетативные клетки этих видов имеют только по одному ободку, тогда как у представителей *Thalassiosiraceae* их не менее двух, и пр. При этом Симонсен тоже отмечает, что для филогенетических построений необходимо больше знать о структуре поясковой зоны панциря.

Следует отметить, что в предлагаемой автором системе это семейство приобретает сборный характер.

Нельзя также согласиться с Симонсеном по вопросу о времени возникновения рода *Thalassiosira* Cl. На основании данных Н. И. Стрельниковой (1974) о находках в кампане (поздний мел) *Coscinodiscus lineatus* Ehr., переведенного в род *Thalassiosira* под названием *T. leptopus* (Grun.) Hasle et Fryxell (1977), автор считает, что сем. *Thalassiosiraceae* следует вести от мела. Исследования И. В. Макаровой (1975) показали, что с достоверностью первые виды талассиозир появились в эоцене, а в миоцене достигли уже значительного расцвета. Кроме того, вид, указанный в позднем мелу Стрельниковой, принадлежит не *Coscinodiscus lineatus*, а *C. wittianus* Pant.

2. Сем. *Melosiraceae* Kütz. с 12 родами включает представителей с округлыми створками и сильно развитой первальварной осью, краевым кольцом двугубых выростов, иногда редуцированных, цепочковидными колониями. Известны покоящиеся споры. Створки лишены соединительных ободков в вегетативной стадии. В это семейство включен род *Melosira* Ag. (в узком смысле), роды *Paralia* Heiberg, *Stephanopyxis* Ehr., *Pyxidicula* Ehr. и др. Сюда же временно помещены роды *Corethron* и *Leptocylindrus* Cl., хотя у них отсутствуют какие-либо выросты и имеются многочисленные вставочные ободки.

3. Сем. *Coscinodiscaceae* Kütz. с 11 родами характеризуется дисковидными или линзовидными панцирями с короткой первальварной осью и краевым кольцом двугубых выростов. Ареолы локулярные с отверстием на внутренней и крибрумом на наружной поверхностях створки. Отмечается, что такое сочетание структур характерно для представителей этого семейства. Цепочковидные колонии и покоящиеся споры как примитивные признаки отсутствуют. Род *Coscinodiscus* Ehr. автор разбивает на три морфологические группы по расположению и числу двугубых выростов на створке.

4. Сем. *Hemidiscaceae* Hendey, ранее отвергавшееся Симонсеном (Simonsen, 1972 a, b), позднее (Simonsen, 1974) было им восстановлено в ином составе, с 3 родами — *Hemidiscus* Wallich, *Actinocyclus*, *Roperia* Grun. Виды этого семейства характеризуются наличием на створках ложного узелка (Симонсен считает, что отождествление его с глазком ошибочно) и краевого кольца двугубых выростов.

5. Сем. *Asterolampraceae* H. Sm. с 5 родами характеризуется отсутствием двугубых выростов и наличием радиальных лучей на створке. Исходя из строения лучей как длинных камер, открывающихся на внутренней поверхности створки продольными щелями, Симонсен трактует их как моди-

фицированные локулы. Предполагается, что род *Asterolampra* Ehr. мог развиться из видов, подобных *Coscinodiscus bulliens* A. Schmidt, путем дальнейшего увеличения ареол, расположенных вокруг центра, и зарастания крибрума. Виды рода *Brightwellia* Ralfs имеют створки с редуцированным крибрумом, и поэтому род рассматривается как боковая ветвь в развитии этой линии на пути к *Asterolampra*.

6. Сем. *Heliopeltaceae* H. L. Smith с 8 родами выводится Симонсеном из *Coscinodiscaceae*. Характеристика его изложена в более ранней работе автора (Simonsen, 1972a), где семейству дано незаконное название *Astinodiscaceae* Schütt. Двугубые выросты и глазок у видов этого семейства не обнаружены, поэтому из него удалены роды *Pseudotriceratium* Grun. и *Actinodiscus* Grev.

II. *R h i z o s o l e n i i n e a e*. Подпорядок, включающий два небольших семейства, характеризуется панцирями с длинной первальварной осью, отсутствием краевого кольца выростов и однополярностью створки. Признавая непоследовательность в применении термина «однополярность», автор однополярными в этом контексте называет более или менее круглые до эллиптических створки с одним «полюсом», находящимся в центре или вблизи от него; чаще всего на нем имеется двугубый вырост или образование, служащее для соединения в цепочки. Покоящиеся споры обычны.

7. Сем. *Pyxillaceae* Schütt с 5 вымершими родами изучено недостаточно. Число видов его, возможно, меньше, чем принято считать сейчас. Видимо, некоторые из них являются вегетативными клетками, а часть — спорами. Покоящиеся споры обладают морфологическими признаками, которые типичны для вегетативных клеток видов этого семейства, что дает возможность отнести их к этому таксону. С другой стороны, большая длина первальварной оси у некоторых видов (*Gladius speciosus* Schulz) не позволяет считать, что покоящаяся спора может достигать такого большого объема. Большинство представителей семейства, имеющих панцири с неодинаковыми створками и псевдолокулярными ареолами, по морфологии близки к *Stephanopyxis* и *Pyxidicula*. У представителей некоторых родов (*Gladius* Forti et Schulz) отмечен один двугубый вырост на центральной верхушке створки, у других (*Pyrgupyxis* Hendey) он утрачен, и такие верхушки служат местом соединения клеток в цепочки. Это единственное вымершее семейство среди диатомовых водорослей.

8. Сем. *Rhizosoleniaceae* Petit с 3 родами Симонсен выводит из *Pyxillaceae* Schütt, так как оно по морфологии чрезвычайно близко к последнему. Почти все представители этого семейства имеют двугубый вырост на центральной верхушке, иногда он субцентральный или краевой, а у некоторых видов рода *Rhizosolenia* Bright. он редуцирован. Обычно образование цепочковидных колоний. Покоящиеся споры известны в роде *Rhizosolenia*.

III. *B i d d u l p h i i n e a e*. Симонсен отмечает не только древность этой большой (с 4 крупными семействами) эволюционной ветви диатомей, возникшей раньше позднего мела, но и ее сложность, что затрудняет ее общую характеристику. Одной из ее особенностей является первичная биполярность створки с тенденцией к три- и мультиполярности до актиноморфности. Придавая большое значение двугубым выростам, Симонсен выделяет следующие основные варианты их расположения: 1) створки с одним центральным (*Eucampia zodiacus* Ehr., сем. *Chaetoceraceae*, и др.) или субцентральным (*E. balaustium* Castr.) выростом; 2) створки с группой центральных выростов (большинство видов *Trigonium* Cl., *Biddulphia* Gray.); 3) створки по крайней мере с одним или несколькими выростами на каждом полюсе (*Trinacria regina* Heib.) или с одним рядом выростов вдоль края створки (группа *Triceratium favus* Ehr., роды *Eupodiscus* Bailey и *Pseudauliscus* Leud.-Fort.). Часто имеет место редукция выростов на одной или обеих створках панциря (у отдельных видов *Trigonium* Cl., *Entogonia* Grev., *Cerataulina* Perag. и др.), поэтому даже на родовом уровне распределение этих трех вариантов непоследовательно и может быть использовано для выделения групп с известными оговорками.

9. Сем. *Biddulphiaceae* Kütz. разделено на 3 подсемейства. Подсем. *Hemiauloideae* Jousé, Kisselev et Poretzky с 15 родами характеризуется цепочковидными колониями, в которых клетки соединены выпуклинами, в большинстве своем несущими соединительные шипы. Ареолы пороидные, ложные глазки присутствуют не всегда. Загиб створки вертикальный, иногда вогнутый, край ее иногда оттянут книзу. Более примитивные формы, по наблюдениям Симонсена, имеют панцири с различными створками (*Hemiaulus* Ehr. и *Goniothecium* Ehr.). В нескольких родах известны покоящиеся споры.

Подсем. *Biddulphioideae* Schütt с 12 родами рассматривается как развившееся от биполярного члена из *Hemiauloideae*. Соединительные шипы при этом редуцировались, получили развитие три- и мультиполярные формы. Все члены этого подсемейства имеют ложный глазок, двугубые выросты расположены в центре створки, образуя группу, хотя есть и исключения: *Trigonium alternans* (Bail.) Mann с одним выростом на полюсе, род *Hydrosera* Wallich с одним боковым, а у *Entogonia* Grev. вырост редуцирован. В отличие от предыдущего подсемейства клетки *Biddulphioideae* при образовании колоний смыкаются не всеми своими выпуклинами, а только одной (*Biddulphia*) или всей поверхностью створки (*Hydrosera*). Покоящиеся споры не встречены.

Подсем. *Stictodiscoideae* Simonsen с 7 родами выделено Симонсеном в этом ранге как новое, ранее оно рассматривалось еще Шюттом в ранге семейства и помещалось в *Coscinodiscineae*. Виды этого подсемейства характеризуются створками с радиальными ребрами, чередующимися с радиальными рядами ареол, ободками замкнутого типа, как у представителей рода *Arachnoidiscus* Deane ex Pritch., исследованных в СЭМ, ареолами с мембраной типа вола, стенками створки, укрепленными сложной системой радиальных и концентрических ребер. Какие-либо выросты не отмечены. Панцири с разными створками, на одной из створок имеется кольцо радиальных щелей («pori», по Ross, Sims, 1972), расположенное между ареолированной частью створки и ее центром. Щели лишены велума. Автор предполагает, что щели представляют собой или модифицированные ареолы, или, что более вероятно, модифицированные (рудиментарные) двугубые выросты. Поясковые ободки закрытого типа. У рода *Stictodiscus* Grev., изученного только светооптически, известно наличие на створках центральной группы двугубых выростов (иногда редуцированных). Краевое кольцо выростов всегда отсутствует. Тип ареол пока не известен. Формы с 3- и многоугольными створками (если только углы их не закруглены) имеют ложные глазки (*S. novaezealandiae* Grun. и др.), в остальных случаях ложные глазки отсутствуют, что указывает на тесную связь с углами. Таким образом, только угловатые формы *Stictodiscus* удовлетворяют требованиям для помещения их в *Biddulphiaceae*. Симонсен предполагает, что эволюция этой группы начиналась с форм, имеющих 3- и многоугольные створки с ложными глазками, и заканчивалась видами с круглыми створками, вторично утратившими ложные глазки. Поэтому в разбираемое подсемейство Симонсен включил роды *Arachnoidiscus* и *Anthodiscus* Grove et Sturt, а также *Chrysanthemodiscus* Mann и *Stictocyclus* Mann, не выделяя их в самостоятельные семейства, как это предлагал F. Round (1978). Особенностью последнего рода является крупная аморфная пластинка близ края створки, но не глазок. Ареолы видов *Chrysanthemodiscus* Симонсен рассматривает как результат процесса редукции, строение же центральной ареолы и наличие замкнутых поясковых ободков хорошо согласуются с признаками сем. *Biddulphiaceae*.

Род *Ethmodiscus* Castr. с центральной группой двугубых выростов, но с незамкнутыми ободками временно сохранен в *Biddulphiaceae*.

10. Сем. *Chaetoceraceae* H. L. Smith с 3 родами Симонсен помещает, согласно D. Evensen и G. Hasle (1975), в *Biddulphiineae* на основании биполярной симметрии створки. Билатеральная симметрия в роде *Chaetoceros* рассматривается как примитивная в этом семействе. Отмечается, что сем. *Chaetoceraceae* должно выводиться от *Hemiauloideae*. Род *Attheya* West

с *A. decora* West как тип рода (но без *A. zachariasii* Brun) перенесен в подсем. *Hemiauloideae* (*Biddulphiaceae*).

11. Сем. *Lithodesmiaceae* H. et M. Perag, включающее 5 родов, восстановлено Симонсеном. Главной его особенностью он считает исследованный H. Stosch (1977) двойной двугубый вырост. Учитывая биполярность (редко три- и квадриполярность) створки, Симонсен поместил эту группу в *Biddulphiineae*, включив в нее также *Streptotheka shrubsole* и род *Neostreptotheca* v. Stosch. Отмечается, что эти роды трудно связать с другими группами *Biddulphiineae* или *Rhizosoleniineae*.

12. Сем. *Eupodiscaceae* Kütz. разделено на 2 подсемейства — *Rutilarioideae* Pant. с тремя родами и *Eupodiscoideae* Kütz. с 15 родами. Следуя R. Ross и P. Sims (1973), это семейство Симонсен помещает в *Biddulphiineae* вопреки своим ранним представлениям (Simonsen, 1972a, 1974). Оно характеризуется наличием не менее двух глазков на створке, за исключением рода *Monopsia* A. Schmidt, не имеющего настоящего глазка. Простейшие формы биполярны, наиболее же обычны три- и мультиполярные формы угловатых или округлых очертаний. Встречаются все три варианта расположения двугубых выростов. Одиночный вырост в центре створки отмечен только у видов подсем. *Rutilarioideae*, имеющих биполярные створки с периплектоном. Один двугубый вырост, расположенный обычно трансапикально, иногда апикально, свойствен только видам из рода *Huttoniella* Karst. Большинство же *Eupodiscaceae* имеют по крайней мере один вырост на полюс. Расположение выростов кольцом по краю створки, наблюдающееся в родах *Eupodiscus* Bailey и *Rattrayella* De Toni, по Симонсену, «обманчиво», так как это кольцо развилось из варианта «один вырост на полюс» и для остальных родов не характерно. Биполярные створки членов семейства имеют диагональную симметрию, что в дальнейшем могло привести к формированию панциря со спирально закрученной первалварной осью, например у *Cerataulus* Ehr. У видов из *Eupodiscaceae* так же отмечена редукция двугубых выростов. Так, современные и большинство ископаемых видов *Auliscus* Ehr. лишены выростов, тогда как известный из мела *A. aenigmus* Hanna имеет их, как и некоторые другие ископаемые виды. Образование колоний в семействе наблюдается не часто. Соседние клетки контактируют смыканием отдельных глазков (*Odontella* Ag.), иногда всеми глазками (*Biddulphia longicruris* Grev.). Покоящиеся споры не известны. Развитие семейства, по Симонсену, шло полифилетически. Предшественниками его могли быть представители подсем. *Hemiauloideae*, тогда как *Rutilarioideae* и, возможно, *Huttoniella* могли иметь иных предшественников. Симонсен полагает, что дальнейшие исследования позволят отделить *Rutilarioideae* и *Huttoniella* от *Eupodiscaceae*, а роды с глазком и одним двугубым выростом выделить в самостоятельную группу, что сделает семейство более гомогенным.

Краткое содержание раздела «Pennales»

Этот порядок разобран в работе гораздо менее подробно по сравнению с порядком *Centrales*. Это объясняется прежде всего недостаточной исследованностью его представителей на современном уровне. В этом разделе автор рассматривает некоторые факты, указывающие на связь между центрическими и пеннатными диатомеями. К этим фактам он относит, с одной стороны, наличие двугубых выростов и глазков у пеннатных диатомей (Hasle, 1973; Ross, Sims, 1973), а с другой — наличие у некоторых центрических диатомей (группа *Odontella sinensis* Grev.) осевого поля, проходящего от одного глазка к другому. Это дает Симонсену возможность предположить, что пеннатные произошли из *Eupodiscaceae*.

Традиционное деление порядка *Pennales* на четыре подпорядка — *Araphidineae*, *Raphidoidineae*, *Monoraphidineae*, *Biraphidineae* — Симонсен рассматривает как плохо «сбалансированное» ввиду слишком большого значения *Raphidoidineae* и *Monoraphidineae*, поэтому он предлагает разде-

лить пеннатные диатомеи только на два подпорядка: на бесшовные *Araphidineae* и шовные *Raphidineae*. И в то же время он высказывает возможность и более дробного деления: *Araphidineae* или *Diatomineae*, *Naviculineae*, *Nitzschiineae* и *Surirellineae*.

IV. *Araphidineae*. Отмечаются гетерогенность и недостаточная таксономическая и морфологическая изученность подпорядка, особенно в отношении объема семейств, родовых границ, например у *Fragilaria* Lyngb. — *Synedra* Ehr. и др. Подпорядок разделен на два семейства.

13. Сем. *Diatomaceae* Dumortier включает более 30 родов.

14. Сем. *Protoraphidaceae* Simonsen с 2 родами.

Оба семейства автор рассматривает вместе. Отмечается, что глазок у бесшовных диатомей может иногда отсутствовать вследствие его редукции (*Thalassionema* Grun., *Thalassiothrix* Cl. et Grun.). Пореллы обычно образуют ряды, параллельные продольной оси, в противоположность радиальным рядам, концентрическим кругам или беспорядочному расположению у *Eupodiscaceae*. Двугубый вырост у бесшовных диатомей располагается по варианту «один на полюсе». У многих видов и родов двугубые выросты расположены на противоположных сторонах осевого поля, т. е. наблюдается диагональная симметрия, как и у *Eupodiscaceae*, таковы *Licmophora* Ag., *Rhaphoneis* Ehr., *Delphineis* Andrews и *Protoraphidaceae* Simonsen. У других выросты расположены по одну сторону осевого поля, т. е. наблюдается зеркальная симметрия, например у *Gephyria* Arnott, *Asterionella* Hass., *Podocystis* Bailey, *Striatella* Ag. Утверждается, что расположение выростов в каждом данном роде обычно постоянно, т. е. у всех видов отмечается или диагональная, или зеркальная симметрия. Исключения на родовом уровне относятся к *Rhabdonema* Kütz. и *Synedra* Ehr., имеющих оба варианта, а на видовом — у *Synedra gaillonii* Ehr., у которой эти варианты встречались даже у экземпляров из одной пробы. Почти во всех случаях внутренняя щель выростов имеет косое или поперечное направление по отношению к оси створки, хотя у *Striatella unipunctata* (Lyngb.) Ag. щель проходит почти параллельно (Hasle, 1973). Иногда, как отмечает Симонсен, на одном полюсе вырост редуцируется, например у некоторых представителей *Licmophora* и в родах *Meridion* Ag., *Diatoma* Bory, *Grammatophora* Ehr. С выводом автора относительно двух последних родов мы не согласны, так как это противоречит наблюдениям одного из авторов рецензии (Н. И. Караевой). По Симонсену, только створки *Pseudohimantidium* Hust. et Krasske (*Protoraphidaceae* Simonsen) несут более одного выроста на полюс.

Значительно реже у *Araphidineae* имеется только один вырост на створке, расположенный субцентрально, в продольном или поперечном направлениях по оси створки (роды *Tabellaria* Ehr., *Hustedtiella* Simonsen). Эта ситуация, по Симонсену, напоминает изолированное положение рода *Huttoniella* Karst. в сем. *Eupodiscaceae* и может указывать на то, что бесшовные диатомеи развились полифилетически из *Eupodiscaceae*. Род *Cymatosira* Grun. с глазками, а также *Plagiogramma brockmannii* Hust. с одним субцентральным двугубым выростом без осевого поля и поперечных штрихов перенесены автором в порядок *Centrales* подсем. *Hemiauloideae*. В заключение автор отмечает необходимость пересмотра деления сем. *Diatomaceae* на *Tabellarioideae* и *Fragilarioideae* по такому традиционному критерию, как образование септы.

V. *Raphidineae*. Прежде всего автор коротко рассматривает существующие гипотезы о возникновении шва. В настоящее время он считает наиболее достоверным, что шов (две его ветви) возник из двух конечных двугубых выростов.

Подпорядок *Raphidineae* включает 7 семейств.

15. Сем. *Eunotiaceae* Kütz. с 4 родами традиционно рассматривается как первое со швом. Отмечается, что для всех родов, кроме *Semiorbis* Patrick, помимо шовных ветвей, характерен также один двугубый вырост на каждом или на одном конце створки (Hasle, 1973; Moss et al., 1978, и др.). Подчеркнуто, что семейство не должно рассматриваться как переходное

к *Naviculaceae* Kütz., а является слепо заканчивающейся эволюционной ветвью. Отвергается также и предполагаемое H. Schrader (1973) родство с *Cymbella* Ag. и *Amphora* Ehr. на основании расположения шва вдоль брюшной стороны створки. Морские виды рода *Eunotia* Ehr. из позднего эоцена Оамару (Schrader, 1969) Симонсен не считает филогенетическими предками космополитного пресноводного рода *Eunotia*. Предполагается, что это две конвергентные ветви независимые и развившиеся от бесшовных.

16. Сем. *Achnanthaceae* Kütz. с 4 родами рассматривается как прошедшее путь регрессивного развития. Следует согласиться с Симонсеном, который «следы» шва на бесшовной створке относит к рудиментам редуцированных ветвей шва. В противном случае, пишет автор, бесшовная створка должна иметь двугубый вырост или любую другую перфорацию, из которой мог бы развиться шов.

17. Сем. *Naviculaceae* Kütz. с 46 родами считается недостаточно исследованным, в особенности роды *Amphora* Ehr., *Diploneis* Ehr., *Anomoeoneis* Pfitzer и др., что делает очень трудной общую оценку его таксономического положения. Предполагается, что диатомеи с зеркальной симметрией в поперечной плоскости (выросты по одну сторону осевого поля) были филогенетически более примитивной группой. Диагональная симметрия относительно шва, по мнению автора, достоверно известна пока лишь для *Gyrosigma* Hass. и *Pleurosigma* W. Sm., у которых она вторична.

Отвергается законность выделения семейств *Cymbellaceae* и *Gomphonemataceae* на основании различий в симметрии створок. Эти группы должны сохраниться лишь на уровне подсемейств или триб. Симонсен предлагает в будущем выделить *Amphiprora* Ehr. (=*Entomoneis*) из *Naviculaceae* в связи с тем, что члены этого рода имеют каналовидный шов с фибулами (Paddock, Sims, 1977). При этом Симонсен игнорирует данные о том, что не у всех *Amphiprora* обнаружен подобный шов. Фибулы у *Amphiprora* автор рассматривает как результат конвергенции. В связи с тем, что род *Amphiprora* молодой, он не может быть переходным между *Naviculaceae* и *Nitzschiaceae* Grun. и поэтому указанный род пока сохранен в сем. *Naviculaceae*.

18. Сем. *Auriculaceae* Hendey с 2 родами предлагается в будущем объединить с *Epithemiaceae* Grun. на основании того, что у его представителя описан каналовидный шов (Paddock, Sims, 1977). Это предложение автора соответствует и нашим представлениям, полученным в результате исследования видов рода *Rhopalodia* O. Mull. По нашему мнению, *R. musculus* var. *succincta* особенно близка в этом роде к видам *Auricula* Castr. по строению и расположению шовного аппарата. По существу основное отличие указанной разновидности от рода *Auricula* Castr. состоит в наличии псевдосепт.

19. Сем. *Epithemiaceae* Grun. с 2 родами рассматривается как эволюционно слепо заканчивающаяся ветвь, развившаяся от *Naviculaceae*. Предполагается, что каналовидный шов в этой ветви развился конвергентно со швом у *Nitzschiaceae*. Отрицается, таким образом, гипотеза Ф. Хустедта о том, что сем. *Epithemiaceae* — промежуточное между семействами *Naviculaceae* и *Nitzschiaceae* с родом *Denticula* Kütz., наиболее близким роду *Nitzschia* Hass. Пресноводные бентосные виды *Denticula*, по мнению автора, близкие к роду *Nitzschia*, перенесены в сем. *Nitzschiaceae*, тогда как отличные от них по морфологии планктонные морские виды *Denticula* выделены Симонсеном в новый род *Denticulopsis* Simonsen.

20. Сем. *Nitzschiaceae* Grun. с 11 родами является хорошо ограниченной систематической группой, произошедшей, по-видимому, от навикулоидных, несущих киль. При этом отмечается, что невозможно точно указать род-предшественник, который должен был существовать до позднего эоцена.

Самый крупный и наиболее трудный в семействе — род *Nitzschia* Hassal. Проведенная ревизия пресноводных видов секции *Lanceolatae* позволила отметить необходимость сокращения значительного числа видов (Lange-Bertalot, 1976; Lange-Bertalot, Simonsen, 1978). Трудности, су-

ществующие в таксономии рода *Nitzschia*, связаны с небольшим числом характеризующих его признаков (наличие или отсутствие центрального узелка или субмикроскопическая структура пор в крибруме) и большой их изменчивостью, как, например, форма створки, количество штрихов и фибул и т. д.

Симонсен поддерживает точку зрения D. Mann (1977) о правомерности разделения родов *Nitzschia* и *Hantzschia* Grun. не только на основании симметрии створок, но и по другим признакам.

21. Сем. *Surirellaceae* Kütz. с 5 родами дано как мало исследованное на современном уровне, поэтому автор считает преждевременным обсуждать связанные с ним филогенетические проблемы. Крыло с каналовидным швом, обычное в этом семействе, встречается также в роде *Simonsenia* Lange-Bertalot из сем. *Nitzschiaceae*. Рассматривая это явление как конвергенцию, Симонсен отмечает, что оно все же указывает на принципиальную возможность образования кругового шва из краевого, присущего роду *Nitzschia*.

В конце статьи приведены схема филогенетических связей *Bacillariophyceae* и три приложения: первое из них представляет ключ для определения подпорядков и семейств, второе — классификацию диатомовых водорослей с перечислением всех включенных родов, третье — номенклатурные изменения, которые в основном уже изложены нами в тексте. Список литературы содержит 85 наименований.

В настоящей статье мы можем оценить рецензируемую работу лишь в целом, поэтому укажем на один общий ее недостаток — ограниченность критериев, используемых автором для выявления филогенетических связей и построения системы. Как и в своей ранней работе (Simonsen, 1972a), автор учитывает в основном морфологический критерий и в очень слабой степени палеонтологический, между тем применение последнего в широком масштабе позволило бы получить более надежные результаты, особенно если принять во внимание результаты исследований советских палеодиатомологов.

Классификационная схема, предложенная Симонсеном, не является окончательной, как считает и сам автор, это лишь еще одна попытка отразить прогресс в наших знаниях о диатомовых водорослях, и хотя по некоторым вопросам с автором не всегда можно согласиться, что было частично отмечено выше, его мнение и оригинальные гипотезы представляют большой интерес и будут стимулировать дальнейшую работу в этом направлении.

ЛИТЕРАТУРА

Макарова И. В. (1975). О систематическом положении рода *Thalassiosira* Cl. и филогении семейства *Thalassiosiraceae* Lebour emend. Hasle (*Bacillariophyta*). Бот. ж., 60, 10. — Стрельникова Н. И. (1974). Диатомеи позднего мела. М. — Andrews G. W. (1971). Early Miocene nonmarine diatoms from the Pine Ridge area, Sioux County, Nebraska. U. S. Geol. Survey Prof. Paper, 683-E. — Anonymous. (1975). Proposals for a standardization of diatom terminology and diagnoses. Beih. Nova Hedwigia, 53. — Evensen D. L., Hasle G. R. (1975). The morphology of some *Chaetoceros* (*Bacillariophyceae*) species as seen in the electron microscopes. Beih. Nova Hedwigia, 53. — Hasle G. R. (1972). Two types of valve processes in centric diatoms. Beih. Nova Hedwigia, 39. — Hasle G. R. (1973). The «mucilage pore» of pennate diatoms. Beih. Nova Nedwigia, 64. — Hasle G. R., Fryxell G. A. (1977). The genus *Thalassiosira*: some species with a linear areola array. Beih. Nova Hedwigia, 54. — Hendey N. I. (1937). The plankton diatoms of the southern seas. Discovery Rep., 16. — Hendey N. I. (1964). *Bacillariophyceae* (Diatoms). In: An introductory account of the smaller algae of British coastal waters, V. — Lange-Bertalot H. (1976). Eine Revision zur Taxonomie der *Nitzschiae lanceolatae* Grunow. Die «klassischen» bis 1930 beschriebenen Süsswasserarten Europas. Nova Hedwigia, 28. — Lange-Bertalot H., Simonsen R. (1978). A taxonomic revision of the *Nitzschiae lanceolatae* Grunow. 2. European and related extra-European freshwater and brackish water taxa. Bacillaria, 1. — Mann D. G. (1977). The genus *Hantzschia* Grunow — an appraisal. Beih. Nova Hedwigia, 54. — Moss M. O., Gibbs G., Gray V., Ross P. (1978). The presence of a raphe in *Semiorbis hemicyclus* (Ehrenb.) R. Patr. Bacillaria 1. — Paddock T. B. B., Sims P. A. (1977). A preliminary survey of the raphe structure of some advanced

groups of diatoms (*Epithemiaceae—Surirellaceae*). Beih. Nova Hedwigia, 54. — P a t r i c k R., R e i m e r C. W. (1966). The diatoms of the United States, I. Monogr. Acad. Nat. Sci. Philad., 13. — R o s s R., S i m s P. A. (1972). The fine structure of the frustule in centric diatoms: a suggested terminology. Br. Phycol. J., 7. — R o s s R., S i m s P. A. (1973). Observation on family and generic limits in the *Centrales*. Beih. Nova Hedwigia, 45. — R o u n d F. E. (1978). The diatom genus *Chrysanthemodiscus* Mann. Phycologia, 17. — S c h r a d e r H.-J. (1969). Die pennaten Diatomeen aus dem Obereozän von Oamaru, Neuseeland. Beih. Nova Hedwigia, 28. — S c h r a d e r H.-J. (1973). Types of raphe structures in the diatoms. Beih. Nova Hedwigia, 45. — S i m o n s e n R. (1972a). Ideas for a more natural system of the centric diatoms. Beih. Nova Hedwigia, 39. — S i m o n s e n R. (1972b). Über die Diatomeengattung *Hemidiscus* Wallich und andere Angehörige der sogenannten «*Hemidiscaceae*». Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh., 13. — S i m o n s e n R. (1974). The diatom plankton of the Indian Ocean expedition of R/V Meteor 1964—1965. Meteor Forsch. Ergebnisse, ser. D, 19. — S t o s c h H. A. v. (1958). Kann die oogame Araphidee *Rhabdonema adriaticum* als Bindeglied zwischen den beiden grossen Diatomeengruppen angesehen werden? Ber. Dtsch. Bot. Ges., 71. — S t o s c h H. A. v. (1977). Observation on *Bellerochea* and *Streptotheca*, including descriptions of three new planktonic diatom species. Beih. Nova Hedwigia, 54.

Н. И. Караева, И. В. Макарова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН АзССР,
Баку,
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 VI 1980.

УДК 019.941 : 002.01 (03) : 582

Karl Berger (Herausgeber). **Mykologisches Wörterbuch. 3200 Begriffe im 8 Sprachen.** Deutsch, Englisch, Französisch, Spanisch, Latein, Tschechisch, Polnisch, Russisch. Bearbeitet von G. R. W. Arnold, K. Berger, M. Herrmann, W. Herrmann, H. Kreisel, A. Pilát, A. Skirgiełło, M. Svrček. Mit 138 Abbildungen auf 13 Tafeln. VEB Gustav Fischer Verlag. Jena. 1980 : 1—432. (**Карл Бергер** (Редактор). **Микологический словарь на 8 языках.** 1980)

N. N. ZABINKOVA, M. E. KIRPICZNIKOV. *KARL BERGER* (ED.-IN-CHIEF). A MYCOLOGICAL MULTILINGUAL DICTIONARY. 1980

Этот большой труд содержит, как показывает заглавие, 3200 терминов на 8 языках. Немецкий, английский и французский тексты составлены К. Бергером, испанский — Г. Крейзелем, латинский — А. Пилатом, М. Сврчеком и В. Германом, чешский — А. Пилатом, М. Сврчеком и М. Герман, польский — А. Скиргиелло, русский — Г. Р. В. Арнольдом. Рисунки выполнены С. Хаммер.

Книга открывается Предисловиями на 7 языках (нет предисловия на латинском языке). В Предисловии указана цель книги: «помочь при чтении, переводе, при составлении обзоров мировой литературы по микологии и ее оценке не только специалистам, но и микологам-любителям».

Немецкий язык принят основным. Все термины располагаются в порядке немецкого алфавита; параллельно даются их английские, французские, испанские, латинские, чешские, польские и русские эквиваленты. Термины пронумерованы; алфавитные указатели на 7 языках, приведенные в конце книги, отсылают к соответствующему номеру (или номерам) основного (немецкого) языка. Например, термин «хвостатый» в разделе «Список русских слов» отсылает к № 1009. Там мы находим следующие слова: geschwänzt (нем.), caudate (англ.), caudé (франц.), appendiculato (исп.), caudatus (лат.), ocasatý (чешск.), ogoniasty (польск.) и хвостатый (русск.).

Словарь охватывает термины всех разделов микологии, включая технику культивирования грибов, а также (частично) их названия. Кроме

того, словарь содержит слова и выражения, связанные с микологией: названия основных заболеваний, вызываемых грибами; обозначения вкуса и запаха и некоторые другие. В Предисловии отмечено, что «так как количество терминов не должно было превышать 3200, то многие из них не вошли в словарь».

В целом словарь отличается значительной полнотой. Однако выбор слов подчас вызывает удивление; так, оказались пропущенными специфически микологические термины, например: азигоспора, акантофиза, алевриоспора, аппрессорий, арбускулы, аскогон, базидиола, вальсоидный, везикула, гетероталлизм, гипотеций, гифида, гифидий, дендрофиза, дикарион, конидиола, метула, пикниоспора, пикнотеций, пионнота, спородохий, фиалида, эксципул, эталий и т. д. Этот список можно без труда увеличить во много раз. В то же время в словарь включено множество слов, не имеющих непосредственного отношения к микологии, например: аспект, горелка Бунзена, двуокись углерода, дезориентирующий и др.

Несколько слов о качестве переводов основного — немецкого — словника на другие языки. Следует отметить, что в целом оно вполне удовлетворительно. Однако есть термины, перевод которых с основного (немецкого) языка на русский и латинский вызывает серьезные возражения. Так, по-русски нельзя сказать «грибоед» или «грибопожиратель» (в обоих случаях нужно «микофаг»), как нельзя сказать «лживое кольцо» (вместо «ложное кольцо»), «подобный на диафрагму» (следует «сходный с диафрагмой») и т. д. К счастью, такие неудачные переводы встречаются лишь в единичных случаях.

В русских словах встречаются опечатки. Приведем несколько примеров: меловый (n° 1497), мякость (n° 814), надорвающийся и разорвающийся (n° 1598), пахнучий (n° 509), плюшовидный (n° 1998) вместо (соответственно) меловой, мякоть, надрывающийся и разрывающийся, пахнущий, плюшевидный. В целом число опечаток, однако, невелико, и поэтому исправить их нетрудно.

Что касается латинских эквивалентов, то многие из них грешат «приблизительностью» и, насколько можем судить, редко встречаются в специальной литературе, а вне контекста могут ввести в заблуждение читателя. Это относится не только к выбору терминов, но и к их морфологическому оформлению. Так, madefacere означает «увлажнять», а не «набухать» (n° 176, aufquellen); «выбрасывание» лучше — ejectio (ср. projectio, dejectio), а не ejactio (n° 218, Ausstoßung) и ejaculatio — также правильно, но в ботанической литературе встречается редко; слово «автономный» разумеется может быть переведено как «sui juris», но это выражение имеет своеобразный оттенок («имеющий свою юрисдикцию, самоуправляемый»), что ограничивает его употребление. Вряд ли стоит синонимизировать такие термины, как cupuliformis, caliciformis, excipuliformis и pezizaeformis (n° 259), которые обычно обозначают чашевидные формы с различной конфигурацией углубления. Латинское codex в значении «пень», несмотря на безупречность с лингвистической точки зрения, в ботанической литературе не принято употреблять; гораздо чаще фигурирует архаическая форма «caudex» (причем все же в значении «каудекс», а не «пень»). Вызывают также сомнение непривычные формы типа crystalliferens (n° 1505) вместо crystallifer, cingula (n° 2128) — вместо cingulum, flocca (n° 1822) — вместо floccum и т. п.

Список литературы составлен весьма основательно. К сожалению, в нем отсутствует один несомненно очень важный источник, а именно: E. K. Cash. A mycological English-Latin glossary. N. Y., London, 1965. 152 p.

Рецензируемый словарь — коллективный труд ученых из нескольких стран. Он является первой сводкой подобного рода, и значение его, бесспорно, очень велико. Указанные недочеты в последующем издании сравнительно легко исправимы, а оно, вероятно, вскоре потребуется. Однако

и в настоящем виде книга станет необходимым настольным справочником, которым будут пользоваться не только микологи, но и ботаники других специальностей.

Н. Н. Забинкова, М. Э. Кирпичников.

Ленинградский педиатрический медицинский институт, Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 11 VII 1980.

УДК 019.941 : 002.01 : 502.7 (47+57)

Л. И. Малышев, Г. А. Пешкова. Нуждаются в охране — редкие и исчезающие растения Центральной Сибири. 1979. Отв. ред. Л. В. Бардунов. Новосибирск, Наука. 173 с. Т. 28 000

S. I. GLUSDAKOV. *L. I. MALYSHEV, G. A. PESHKOVA.* TO BE PROTECTED—RARE AND DISAPPEARING PLANTS OF CENTRAL SIBERIA. 1979

Книга Л. И. Малышева и Г. А. Пешковой, вышедшая под редакцией доктора биологических наук Л. В. Бардунова, посвящена охране редких и исчезающих видов растений Центральной Сибири.

В вводной главе «Флора и люди» кратко рассказывается об истории изучения флоры Центральной Сибири, основных этапах ее становления, приводятся сведения о новых видах, открытых в данном регионе (камнеломка коротколепестковая, сверция байкальская, бересклет священный и др.). Авторы обращают внимание на встречающиеся здесь третичные неморальные реликты и эндемики, изучение которых проливает свет на историю формирования флоры.

В главе «Тактика охраны флоры» указывается, что для разработки практических рекомендаций по охране растений необходимо иметь данные об условиях их обитания и распространения. Наряду с традиционными мерами по охране растений (запрещение сбора и др.) рекомендуются охрана растительных сообществ, в которых встречаются редкие виды, организация заповедников и резерватов. Авторы говорят о необходимости организации как государственной, так и местной охраны растений. В государственной охране, по их мнению, нуждаются те виды, которые находятся в угрожающем состоянии на всей или основной части ареала в пределах СССР. К ним относятся повсеместно истребляемые растения или эндемики с узким ареалом, а также те виды, которые распространены в основном за пределами нашей страны, но заходят в СССР на ограниченную территорию. Таковы 67 видов, встречающихся в пределах Иркутской, Читинской областях и Бурятской АССР.

В местной охране нуждаются растения, находящиеся под угрозой истребления только в данном регионе. К ним относятся 112 видов местной флоры. Список видов растений, подлежащих государственной и местной охране, составлен с учетом их численности в пределах современных ареалов. Он был обсужден и утвержден на заседании Иркутского отделения ВБО 20 IV 1977.

В самом большом по объему разделе книги «Они просят помощи» дается краткая характеристика 176 редких и исчезающих видов из 50 семейств. Наибольшее количество таких видов являются представителями следующих семейств: орхидные (16), лилейные (16), бобовые (16), лютиковые (12), злаковые (11), розоцветные (9). Для всех видов приводятся краткие данные об их морфологии, географическом распространении, условиях обитания, хозяйственном значении.

В главе «Рапорты с мест» приводятся конкретные списки видов растений, нуждающихся в охране для Иркутской (95), Читинской (85) областей и Бурятской АССР (118). Для каждого из них соответствующими значками обозначена категория угрожающего состояния.

В конце книги приведены карты точечных ареалов видов в пределах Центральной Сибири.

В рецензируемой книге есть ряд недостатков. При составлении списков видов растений авторы в ряде случаев не руководствовались высказанным ими в главе «Тактика охраны флоры» положением о том, что «в списки нуждающихся в охране растений должны включаться самые редкие виды, распространенные только в одном или нескольких географических пунктах, либо растения катастрофически сокращающие численность популяций под влиянием деятельности человека» (с. 18). Отступив от указанного требования, авторы включили в списки наряду с редко встречающимися растениями (эндемики, реликты) и такие виды, как черемуха обыкновенная *Padus avium* Miller, облепиха крушиновидная *Hippophae rhamnoides* L., ветренница алтайская *Anemone altaica* Fischer и др., которые в Центральной Сибири являются обычными. Правда, авторы отмечают, что все эти виды интенсивно истребляются человеком, особенно вокруг городов и населенных пунктов. Если придерживаться этого принципа, то список растений, подлежащих охране, должен пополниться еще многими десятками других видов.

Для каждого вида авторы предлагают меры по его охране. В ряде случаев они сводятся к контролю за соблюдением численности популяций. Это предложение для читателей мало о чем говорит, так как не указано, как же осуществлять на практике подобный контроль. Да и специалистам-ботаникам его осуществить нелегко, поскольку методика контроля не разработана. Для некоторых видов (*Padus avium*, *Rhododendron dauricum*) меры по охране сводятся к обычным рекомендациям: запретить обламывание ветвей, как цветущих, так и с плодами. Это элементарное требование, которыми должны руководствоваться люди в отношении всех видов растений. Вопросы охраны растений должны быть основаны прежде всего на глубоком знании их биологии (рост, развитие, особенности цветения, плодоношения, продуктивность и т. д.). В книге же, посвященной проблеме охраны растений, о биологии вообще ничего не говорится.

В книге встречаются неточности и ошибочные утверждения. Говоря о таксономических единицах растений, авторы утверждают (с. 3), что классы растений объединяются в типы, что является неправильным, так как высшим таксоном для растений являются не типы, а отделы. На с. 14 утверждается, что «при изменении условий существования в неблагоприятную сторону биологический вид эволюционирует до тех пор, пока не достигнет соответствия с ними по географическому распространению и условиям обитания (экологии)». У читателя может сложиться ошибочное мнение о том, что виды после того, как они достигнут указанных соответствий, перестанут эволюционировать вообще, что, конечно, неправильно.

В книге отсутствует алфавитный указатель охраняемых видов растений, нет списка использованной литературы, мало рисунков (при ее переиздании желательно улучшить качество рисунков, по возможности сделать их цветными). Эти и некоторые другие недостатки безусловно не могут умалить ее значения. Авторы проделали большую работу по отбору и систематизации материала, написали первую для такого большого региона, как Центральная Сибирь, работу, посвященную охране одного из важнейших компонентов природы — растений.

Книга несомненно представит большой интерес и окажется полезной для широкого круга читателей, она может быть использована для организации природоохранной работы.

С. И. Глуздаков.

Новосибирский педагогический институт.

Получено 5 VI 1979.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 (211.7) (47)

Биогеоценологические исследования на сеяных лугах в Восточно-Европейской тундре. Под ред. И. Б. Арчеговой и Н. С. Котелиной. Л.: Наука, 1979. 190 с. Ц. 1 р. 80 к. Т. 700

B. M. MIRKIN. (*A REVIEW*). BIOGEOCOENOLOGICAL STUDIES IN THE CULTIVATED MEADOWS OF THE EAST-EUROPEAN TUNDRA. 1979

Расширение границ земледелия — одна из наиболее четко выраженных и устойчивых тенденций развития сельского хозяйства в глобальном масштабе. Травосеяние в тундре — проявление этой тенденции, которое сегодня стимулируется широкой программой экономического освоения Севера. Обеспечение населения этого района продуктами животноводства, производимыми на месте, возможно только при условии решения проблемы кормов, а травы в тундре, как показано в рецензируемой монографии, а также в серии других публикаций, выпущенных сотрудниками Коми филиала АН СССР, — наиболее надежный объект для кормопроизводства.

Исследования травосеяния в тундре были начаты коллективом Института биологии Коми филиала АН СССР в 1958 г. Сравнительно недавно их результаты были обобщены в обстоятельной монографии И. С. Хантимера (1974), включившей данные до 1973 г. В рецензируемой монографии излагаются результаты более поздних исследований, которые были выполнены на стационаре в районе Воркуты. От упомянутой книги И. С. Хантимера новое издание отличается большей комплексностью постановки вопроса, в решении которого приняли участие фитоценологи-луговеды, флористы, альгологи, почвоведы, физиологи, биохимики.[1]

Книга открывается «Введением» (с. 2—5), из которого мы узнаем, что травосеяние в тундре уже вышло за рамки мелкоделяночных экспериментов и сегодня только в Воркутинском промышленном районе имеется свыше 2000 га посевов трав.

Раздел «Природные условия района стационарных исследований» (И. Б. Арчегова, А. В. Кононенко, Н. С. Котелина, с. 6—19) дает представление о климате, растительности и почвах района стационара, а также содержит достаточно подробную характеристику шести опытных участков с описанием агротехники, которая была применена при создании сеяных лугов.

Далее следует второй, основной раздел книги «Формирование и развитие агрофитоценозов в тундре» (главы «Структура, продуктивность травостоев и свойства почв на разновозрастных сеяных лугах», И. С. Котелина, И. Б. Арчегова, В. А. Мартыненко, с. 20—54; «Состав альгофлоры целинных и подвергшихся освоению почв», Г. Н. Перминова, М. В. Гецен, с. 54—63; «Ассимиляционная поверхность злаковых трав долголетних сеяных лугов», Е. С. Болотова, с. 64—85; «Содержание протеина и основных элементов минерального питания в сеяных травах», Р. А. Рощевская, с. 86—96; «Фосфорный обмен у злаков на сеяных лугах», Р. А. Рощевская, с. 96—108; «Углеводы сеяных трав», В. А. Швецова, А. Г. Корбут, с. 109—116).

С самого начала следует отметить, что объединение этих достаточно разнородных работ под рубрику «Формирование и развитие агрофитоценозов в тундре» неправомочно, так как три последние статьи являются чисто физиологическими.

Первая глава этого раздела является центральной в книге, так как продуктивность травостоев — наиболее важный критерий оценки резуль-

[1] Публикации, цитированные авторами книги, в список литературы к рецензии не включены.

татов выполнения такой исследовательской программы. Для получения исходных данных авторы пользовались выборками достаточно большого объема: урожай трав определяли на сериях площадок 0.5×0.5 м (12—16 наблюдений), пробы на анализ ботанического состава брали с площадок 25×25 см (12 наблюдений), с этих же площадок методом монолитов учитывали всю корневую массу. Кроме того, на площадках 0.5×0.5 м (100 наблюдений) определяли встречаемость, проективное покрытие видов, генеративность, ярусность и по этим же данным рассчитывали сопряженность между видами сообщества. Однако, как будет показано ниже, располагая столь массовым материалом, авторы не до конца использовали возможности его статистической обработки.

В экспериментах луговедов из Коми филиала АН СССР получены результаты, которые в некотором роде являются просто удивительными: сеяные луга устойчиво сохраняются в течение более чем 20 лет, их доминанты — мятлик луговой и лисохвост луговой (кстати, обе популяции местного происхождения) — показывают на фоне регулярно вносимых удобрений поразительную конкурентную способность и не вытесняются сорняками, как это имеет место в умеренной полосе, где посевы трав приходится перепахивать каждые 3—6 лет из-за бурно протекающего процесса внедрения в травостой нежелательных компонентов. Получив этот уникальный результат, авторы объясняют его высокой конкурентной способностью двух видов культурных злаковых трав. Но, пожалуй, нужно привлечь для объяснения этого феномена еще и положение об автэкологическом и синэкологическом оптимуме вида (Работнов, 1974). Потенциальные конкуренты — травы тундровой зоны (олиготрофы-ацидофилы) — имеют синэкологический оптимум в условиях крайне бедных почв, а на окультуренной почве с богатым агрофоном, создаваемым удобрениями, оказываются конкурентно слабыми, неспособными подавить эвтрофы-мезофиты мятлик и лисохвост. Таким образом, вывод о высокой конкурентной способности культурных трав в тундровой зоне нужно дополнить еще и выводом о крайне низкой конкурентной способности потенциальных засорителей, условия синэкологического оптимума которых соответствуют не богатым, а бедным почвам. Весьма интересна описанная авторами внутрипопуляционная дифференциация мятлика и лисохвоста, что также во многом повышает стабильность популяций за счет разделения экологических ниш и снижения конкуренции.

Процесс становления и развития сеяного луга показан на примере двух участков, первый из которых имеет возраст 6, а второй — 20 лет. Авторы констатируют, с одной стороны, резкое возрастание общей видовой насыщенности — с 25 до 56, а с другой — повышение гомогенности распределений без существенного возрастания доли участия каждого из засоряющих видов. К сожалению, авторы не провели изучения анализа распределения засоряющих видов и ограничились чисто визуальной констатацией факта повышения диффузности. Определение степени соответствия основным статистическим моделям (нормальному или пуассоновому) сделало бы очень интересный вывод авторов более аргументированным.

Не проанализировав распределения на популяционном уровне, авторы попытались решить эту задачу на уровне фитоценотическом, построив матрицы сопряженностей. Использовалась формула коэффициента Пирсона в модификации Ю. Н. Нешатаева (1976). Способ расчета (ЭВМ, вручную) и порядок матриц (т. е. число видов, включенных в обработку) не указаны. На лугу 6-летнего возраста выявлено 3 слабых отрицательных связи, на лугу 20-летнего — 4 отрицательных и 6 положительных достоверных связей. Авторы при интерпретации исходят из положения о том, что «положительные значения коэффициентов сопряженности указывают на устойчивое положение видов в ценозе, способность их к дальнейшему сосуществованию друг с другом, отрицательные — на конкуренцию видов, вытеснение одного вида другим» (с. 31). Это позволило авторам утверждать, что на основании выполненного анализа сопряженностей можно

говорить о процессе выработки устойчивой структуры, хотя малое количество сопряженностей придает тундровому лугу «черты незавершенности его становления».

С такого рода утверждениями согласиться нельзя. Все дело в том, что по теории вероятности некоторое количество достоверных связей (а все установленные связи, кстати, очень невысокие — 0.25—0.35) может быть получено даже при чисто случайном и независимом распределении видов Таких «шумовых» связей тем больше, чем больше порядок матрицы. А поскольку видовая насыщенность в 20-летнем лугу более, чем в 2 раза выше, чем в 6-летнем, то и возможность появления «шумовых» связей там также выше. Именно этим объясняются установленные закономерности. Наконец, причиной сопряженностей может быть не только характер ценотических отношений, но и чисто внешнее сходство популяционных реакций разных видов засорителей на микровариации среды, сходство распределений в этом случае также не будет результатом взаимообусловленности случаев совместного присутствия и отсутствия. Думается, что использованный прием выявления зависимости распределений был не вполне удачен и нужно было рассчитать корреляции по количественным данным, воспользовавшись корреляционным отношением. В этом случае больше шансов «поймать» закономерности изменения характера взаимораспределения внедряющихся видов. Нужно, кстати, было выполнить статистическое обоснование различий в сравниваемых фитоценозах и для данных среднего покрытия и встречаемости (табл. 3). Таким образом, заканчивая обсуждение наиболее интересной части главы, посвященной изучению структуры сеяных лугов разного возраста, остается лишь посоветовать авторам выполнить обработку заново, опираясь на ЭВМ и статистические тесты с большей разрешающей способностью. Уникальные данные, которыми они располагают, вполне заслуживают этого.

Рассматривая урожай мятликово-лисохвостных лугов, авторы отмечают, что он может превышать 40 ц/га, что служит показателем высокой перспективности травосеяния в тундре и свидетельствует о несомненном успехе луговедов из Коми АССР в разработке этой актуальной проблемы.

Интересно обсуждены вопросы окультуривания почвы в результате многократного дискования и посева трав. В почвах опытных участков через 6—8 лет формируется биогенный дерновый горизонт, отсутствующий в естественных тундровых биогеоценозах. Оценивая развитие альгокомпонентов при окультурировании почвы (сопоставляются учеты под сеяным лугом и целинной тундровой растительностью, а также литературные данные), авторы делают нетривиальный вывод о специфических чертах антропогенной сукцессии альгосинузии: развитие синезеленых водорослей, наблюдаемое при окультуривании почв в таежной почве, не происходит и доминантами остаются представители зеленых водорослей, хотя резко увеличиваются их видовое разнообразие и биомасса. Это подавление азотфиксирующей фракции альгосинузии авторы связывают с внесением азотных удобрений и предлагают регулировать численность синезеленых водорослей фосфорно-калийными удобрениями.

Три оставшиеся главы этого раздела, как уже отмечалось, имеют физиологическое содержание и формально связаны с общей характеристикой процесса формирования многолетнего лугового сообщества. Тем не менее некоторые данные (кстати, изложенные вскользь, без биогеоценотического акцента) могут быть использованы для характеристики процесса становления луга. Так, указывается, к примеру, что уже за первые годы жизни происходит стабилизация площади листовой поверхности и содержания протеина у доминантов культурного луга.

Третий раздел книги «Почва как компонент биогеоценоза» содержит четыре главы, в которых показана сущность процесса окультуривания почв («Физические свойства и особенности гидротермического режима задернованных поверхностно-глеевых почв под сеяными лугами», А. В. Ко-

ноненко, 117—123; «Окислительно-восстановительные процессы и подвижные соединения в задернованной поверхностно-глеевой почве», А. Н. Цыпанова, 123—128; «Химический состав лизиметрических вод тундровых почв», И. Б. Арчегова, 129—145; «Условия питания растений как один из факторов развития агрофитоценозов», Н. А. Антонов, 145—153). Однако если исключить последнюю чисто агрономическую главу об эффективности удобрения, то эти страницы книги представляют все же чисто почвенные исследования и потому должны быть предметом рецензии соответствующего их профилю журнала.

Заключающий книгу раздел «О возможностях создания злаково-бобовых агрофитоценозов» (Н. С. Котелина, Л. К. Грунина, З. Г. Улле, 153—175) сам по себе интересен, однако приводимые в нем данные никак не соответствуют заголовку. Основная часть раздела — ботанико-географические материалы о распространении бобовых на Северо-Востоке европейской части СССР, фитоценотическая и продукционная характеристики микрогруппировок с участием бобовых, данные о содержании протеина и аминокислотном составе бобовых и т. д. Ни о каких злаково-бобовых травосмесях в разделе речь не идет, а изложение опыта создания питомников бобовых растений занимает не многим более одной страницы, и сами авторы считают полученные данные сугубо предварительными. Нельзя называть введением в культуру опыт удобрения естественных сообществ, так как в последнем случае предполагается создание искусственных сообществ. Раздел было бы правильнее назвать «Бобовые на Северо-Востоке СССР и возможности их интродукции». Авторы считают возможным внедрить в производство клевера красный и белый, которые как заносные встречаются довольно часто, а также три вида местной флоры: астрагал субарктический, копеечник субарктический и клевер люпиновидный.

Монография вызывает двойственное отношение. С одной стороны, она содержит уникальные данные по вопросу, имеющему как общебиологическое, так и прикладное значение. Но возникают критические замечания по поводу структуры книги и ее заголовка, свидетельствующего о том, с какой легкостью в терминологический арсенал включается слово «биогеоценоз». Биогеоценотическое (экосистемное) исследование имеет задачей изучение продукционных процессов, трансформацию энергии, циклы минеральных веществ. Без изучения блоков консументов и редуцентов (а в коллективе авторов не было ни зоолога, ни микробиолога) о биогеоценотическом исследовании говорить нельзя. По всей вероятности, книгу следовало назвать как-то иначе, например «Комплексные исследования компонентов сеяного луга в тундре», чтобы не авансировать заголовком того, что в книге отсутствует. Наконец, несмотря на то что книге придана форма монографии (фамилии авторов в Оглавлении помещены после названий глав), она не перестала быть сборником. Форма монографии не помогала, а мешала авторам, заставляя их ряд вопросов «притягивать за уши». Если бы книга была опубликована как сборник статей с менее претенциозным названием, ее ценность не была бы ниже, но отпал бы целый ряд возражений, которые возникают при ее чтении.

Б. М. Миркин.

Институт биологии
Башкирского филиала АН СССР,
Уфа.

Получено 27 III 1980.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : 59 (571.1/.5)+58 (063)

ГОДИЧНАЯ СЕССИЯ НАУЧНОГО КООРДИНАЦИОННОГО СОВЕТА ПО ПРОБЛЕМАМ БОТАНИКИ СИБИРИ И НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ «ИССЛЕДОВАНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА СИБИРИ НЕТРАДИЦИОННЫМИ МЕТОДАМИ»

(Новосибирск, 13—14 V 1980)

N. S. VODOPJANOVA. ANNUAL SESSION OF THE SCIENTIFIC COORDINATION COUNCIL ON THE BOTANICAL PROBLEMS OF SIBERIA AND THE SCIENTIFIC CONFERENCE «THE INVESTIGATION OF THE PLANT WORLD OF SIBERIA BY MEANS OF UNTRADITIONAL METHODS» (NOVOSIBIRSK, MAY 13—14, 1980)

Сессия состоялась в Центральном сибирском ботаническом саду (ЦСБС) Сибирского отделения АН СССР. В ней приняли участие свыше 80 ботаников из 17 научно-исследовательских и высших учебных заведений Сибири, расположенных в Новосибирске, Томске, Омске, Барнауле, Красноярске, Кемерове, Кургане, Иркутске, Чите, Новокузнецке,

Председатель Совета **Л. И. Малышев** во вступительном слове определил цель и задачи сессии и конференции, заключающиеся в подведении итогов работы сибирских ботаников в 1979 г., в выработке координационной программы исследований на XI пятилетку, в оценке перспективности использования в ботанических исследованиях нетрадиционных методов.

О достижениях сибирских ботаников в 1979 г. сообщила в отчетном докладе ученый секретарь Совета **Н. С. Водопьянова.**

Важным событием 1979 г. был выход из печати составленной коллективом авторов двухтомной сводки «Флора Центральной Сибири» (Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО АН СССР и ЦСБС) и «Определителя растений юга Красноярского края» (ЦСБС, Институт леса и древесины СО АН СССР и Красноярский педагогический институт), а также завершение многолетней работы по составлению «Флоры Красноярского края» (Томский государственный университет). ЦСБС продолжил исследования растительности и флоры Тувинской АССР, луговых сообществ Салаира, лесной и болотной растительности центральной части Обь-Иртышского междуречья (лаборатория геоботаники, лаборатория экологии и фитоценологии, Гербарий). В результате для ряда районов и ключевых хозяйств-землепользователей Тувы геоботаники составили крупномасштабные карты растительности. Завершена работа по теме «Биогеографическая характеристика засоленных ландшафтов Омского Прииртышья» (Омский педагогический институт).

Коллективными усилиями ботаников из различных учреждений Сибири и Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР подготовлена к печати сводка «Редкие и исчезающие растения Сибири». В научно-популярной серии опубликованы книги Л. И. Малышева и Г. А. Пешковой «Нуждаются в охране — редкие и исчезающие растения Центральной Сибири», И. А. Беха и И. В. Тарана «Сибирское чудо-дерево» (ЦСБС). Большая работа по выявлению редких и исчезающих растений Омской обл. проведена Омским педагогическим институтом и Омским сельскохозяйственным институтом. Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Крайнего Севера (г. Норильск) разработал рекомендации по сохранению оленьих пастбищ и охране растительности районов Крайнего Севера в условиях промышленного освоения.

Томский государственный университет совместно с Ленинградским государственным университетом и ВИЛАР сдали в печать рукопись второго выпуска «Атласа

ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР». Произведена также ресурсоведческая оценка полезных растений в районах освоения западного участка БАМа и выявлены запасы лекарственных растений в нескольких районах Новосибирской обл. (ЦСБС). Выполнен ряд исследований флоры низших растений в районах Западной и Средней Сибири, составлен список листостебельных мхов Южного Приморья (ЦСБС). Томским педагогическим институтом завершена тема «Познание природы черневой тайги юга Сибири (на основе бриологических данных)».

На сессии осуществлена координация работы ботанических учреждений Сибири по комплексной программе «Сибирь», проведено собеседование участников сессии по секциям, руководство которыми осуществляли кураторы Л. И. Малышев, Л. В. Бардунов, К. А. Соболевская, А. В. Куминова, А. А. Горшкова. В результате согласован план исследований на 1981—1985 гг. Намечено коллективными усилиями приступить к составлению многотомной сводки по флоре Сибири; будут проведены также кариологическое и хемотаксономическое изучение ряда семейств, флористическое районирование Западной Сибири; особому изучению подлежат флора Алтая и Кемеровской обл. и вопросы охраны генофонда флоры Сибири (составление серии выпусков по биологии растений Сибири, нуждающихся в государственной охране, и пр.).

Запланированы исследование флоры споровых растений Западной Сибири, Красноярского края, Алтая, Станового нагорья, Якутской АССР, составление сводки по флоре листостебельных мхов Сибири (сфагновые, дикрановые), изучение альгологического режима некоторых сибирских рек и альгосинузий в луговых сообществах Барабы. Исследованием растительных ресурсов будут охвачены районы южной полосы Сибири (Томский государственный университет) и особо — Хакасия (ЦСБС).

План исследований растительности Сибири включает составление геоботанических карт разного масштаба, углубленное изучение фитоценозов, изменений растительности под влиянием антропогенных воздействий, вопросов охраны растительного покрова. Намечено также изучение структуры, экологии, функционирования фитоценозов, наблюдение за флуктуацией численности особей, выявление эколого-физиологических особенностей растений.

На научной конференции было заслушано 13 докладов.

Особое внимание участников привлекли доклады, освещающие опыт использования метода конкретных флор (КФ). **А. С. Ревушкин** (Томский государственный университет) применил метод КФ при обследовании флоры высокогорий Шапшальского хребта, где он изучил 7 эталонных участков. Сходство систематической структуры всех КФ было выявлено определением коэффициентов ранговой корреляции и коэффициентов общности Жаккара в модификации Л. И. Малышева. В результате установлена флористическая гетерогенность хребта.

В докладе **Н. И. Золотухина** (Алтайский государственный заповедник) был отмечен особый подход к выделению КФ, под которым он понимает флору элементарных флористических выделов. Степень сходства флор, выявленная автором в процессе сравнения семейственных и родовых спектров, а также сопоставление аллохтонных и автохтонных элементов КФ и учет других признаков послужили основой для разработки принципов флористического районирования горных территорий.

Математической обработке данных при изучении флор был посвящен доклад **В. П. Седельникова** (ЦСБС), который показал преимущества использования мер включения по сравнению с разнообразными коэффициентами сходства. По его мнению, графическое изображение мер включения не требует масштаба и потому имеет преимущества перед дендритовым методом.

Влияние экологических условий на содержание в растениях растворимого в фосфатном буфере белка и фенольных соединений выявили сотрудники ЦСБС **Л. В. Полякова** и **Э. А. Ершова**. Анализируя растения люцерны желтой и двух видов остролодочника, они выяснили, что биохимический потенциал растений сильно варьирует в зависимости от ценоза, причем высокую изменчивость проявляют фенольные соединения.

В докладе **М. М. Рачковской, Л. Н. Демидовой, Л. Н. Тихоновой** (Кемеровский государственный университет) показана возможность оценки состояния окружающей среды по фитоиндикаторам. Продемонстрирована повышенная чувствительность к сернистому газу пигментов, особенно хлорофилла и каротина. Начаты исследования по использованию относительных значений количества того или иного пигмента для индикации загазованности атмосферы (на примере тополя лавролистного).

Лишайникам как особо чувствительным индикаторам горных пород был посвящен доклад **Н. В. Седельниковой** (ЦСБС). Она выявила виды лишайников — облигатные кальцефилы, мигранты из аридных зон, переменные и отрицательные индикаторы мелов.

Флористические исследования водорослей в последние два десятилетия осуществляются с помощью метода чистых культур. Сочетание его с классическим сравнительно-морфологическим методом позволяет решать вопросы таксономии и систематики одноклеточных зеленых водорослей (доклад **М. Г. Шушуевой**, ЦСБС).

О перспективности использования анатомического метода для развития теории интродукции растений рассказала **Р. Я. Пленник** (ЦСБС) на примере бобовых Алтая. **Е. В. Тюрина** (ЦСБС) показала в своем докладе на примере зонтичных значение этого метода при выяснении происхождения видов, их эволюции и адаптационных возможностей. Анатомо-морфологическое строение листьев, древесины и генеративных органов можно использовать в качестве косвенного признака для идентификации тетраплоидности тополя (доклад **В. Т. Бакулина**, ЦСБС).

В ряде докладов показана перспективность использования эколого-физиологических методов при изучении растительного покрова в различных регионах Сибири. **А. А. Горшкова** (ЦСБС) проанализировала состав экологических групп растений в подтипе настоящих степей в пределах Предбайкалья, Забайкалья, Алтая, Хакасии и Тувы. Она пришла к выводу о необходимости выделения дополнительно двух групп — стипаксерофитов (узколистные дерновинные злаки) и криоксерофитов. Последняя особенно характерна для Забайкалья, где открытые степные пространства подстилаются вечной мерзлотой. **Б. И. Дулепова** (Читинский педагогический институт) рассказала о наблюдениях на участках петрофитных степей Центрального Забайкалья, которые она проводила в различные по погодным условиям годы. В результате выявлены смены аспектов и изменения численности особей основных видов растений. Постоянство качественного состава травостоя этих степей позволило считать их относительно стабильными (ценотически замкнутыми). В докладе **Н. Е. Павловой** (Читинский педагогический институт) рассмотрен вопрос о состоянии степных растений Забайкалья в зимних условиях. Прослежена связь между характером покоя отдельных видов, их происхождением и историей формирования.

Совет принял решения: 1) одобрить координационный план ботанических исследований на XI пятилетку; 2) просить дирекцию ЦСБС опубликовать материалы научной конференции в тематическом сборнике; 3) следующую годичную сессию провести в апреле 1981 г. в г. Новосибирске (ЦСБС); 4) третью научную конференцию посвятить обсуждению итогов исследований флоры, растительности и растительных ресурсов в X пятилетке.

Н. С. Водопьянова.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 16 VII 1980.

Vol. 66 *No. 4*

April, 1981

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE USSR

CONTENTS

Page

M. G. Pimenov, E. V. Kluykov. A contribution to the taxonomy of the genera *Korshinskya*, *Physospermum*, *Astomatopsis*, and the related genera of the *Umbelliferae—Smyrnieae* s. str. 465

N. D. Agapova. A comparative karyological study of some *Ranunculus* species from the european part of the USSR 483

L. I. Sveshnikova, V. G. Grif. On using the methods of heterochromatic segments of chromosomes discovery in comparative karyology of plants 494

V. G. Karmanov, G. A. Odumanova-Dunaeva, E. V. Solovjev. Correlation of photosynthesis, water- and heat regimes of plants depending on the environmental factors 502

N. I. Karayeva. A study of diatoms of the Caspian Sea under scanning electron microscope. II. The genera *Epithemia*, *Rhopalodia* 515

E. V. Nikolaev. The genus *Fraxinus* (*Oleaceae*) in the flora of the Middle Asia and Kazakhstan 519

COMMUNICATIONS 531

Y. M. Kisluk. Thermostability of photosynthesis and protoplasmic streaming in the leaves of cucumber and melon. (531). — **T. A. Krupnikova, Yu. S. Smirnov.** The content of phenolic compounds in plants in relation to supply with boron. (536). — **V. G. Kharitonov.** The diatoms from the Mayorskoye Lake (Anadyr District). (542). — **V. V. Rapota, Yu. P. Kozhevnikov.** On the flora of the south-eastern part of Byrranga Mountains (Taimyr). (549). — **D. I. Berman, V. A. Brukhanov, V. G. Gelman, E. I. Korotkova.** The distribution and relations of the two dominants of the vegetational cover in relict steppe of north-eastern Yakutia. (556). — **V. A. Kostina.** A new occurrence of *Cochlearia officinalis* (*Brassicaceae*) in the Kola Peninsula. (559). — **V. V. Tuganaev, T. P. Efimova.** Paleoagroethnobotanical studies in the Cheptsy River Basin of Udmurtia (X—XIV centuries a. d.). (561). — **S. N. Sheremetiev.** The transpiration rate and its temporal organization in male and female plants of *Pistacia vera* (*Anacardiaceae*). (565). — **V. D. Nikolskaya.** The charophyta of the Aral suite of Eastern Kazakhstan. (572).

NEW TAXA 578

L. V. Averyanov. New species of the genus *Lysiella* (*Orchidaceae*) from the Middle Tian-Schan. (578). — **A. A. Muldashev.** A new genus *Phaeostigma* (*Asteraceae*) from the West Asia. (584).

FLORISTIC FINDINGS 589

A. A. Dzhubanov. On the findings of *Turgenia latifolia* (*Apiaceae*) in the Ural District. (589). — **B. B. Namzalov.** *Potentilla gracillima* (*Rosaceae*) — a new species for the flora of the USSR. (590). — **G. V. Zheleznova, A. N. Lavrenko.** On the new species from Vaigach Island. (592).

PROTECTION OF THE PLANT WORLD 595

E. E. Gogina, V. S. Novikov, A. K. Skvortsov, V. N. Tikhomirov. On the cadastre of botanical objects to be protected in the Moscow District. (595).

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 601

N. I. Karajeva, I. V. Makarova. *R. Simonsen.* The diatom system: ideas on phylogeny. 1979. (601). — **N. N. Zabinkova, M. E. Kirpicznikov.** *Karl Berger* (Ed.-in-Chief). A mycological multilingual dictionary. 1980. (610). —

S. I. Glusdakov. *L. I. Malyshev, G. A. Peshkova.* To be protected-rare and disappearing plants of Central Siberia. 1979. (612). — **B. M. Mirkin.** (*A review*). Biogeocoenological studies in the cultivated meadows of the East-european tundra. 1979. (614).

CHRONICLE 618

N. S. Vodopjanova. Annual session of the Scientific Coordination Council on the botanical problems of Siberia and the scientific conference «The investigation of the plant world of Siberia by means of untraditional methods» (Novosibirsk, May 13—14, 1980). (618).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков. Материалы к систематике *Korshinskya*, *Physospermum*, *Astomatopsis* и близких родов *Umbelliferae—Smyrnieae* s. str. 465

Н. Д. Агапова. Сравнительно-кариологическое исследование некоторых лютиков европейской части СССР 483

Л. И. Свешникова, В. Г. Гриф. Использование методов выявления гетерохроматиновых сегментов хромосом в сравнительной кариологии растений 494

В. Г. Карманов, Г. А. Одуманова-Дунаева, Е. В. Соловьев. Сопряженные изменения фотосинтеза, водного и теплового режимов растений в зависимости от факторов внешней среды 502

Н. И. Караева. Исследование диатомей Каспийского моря в сканирующем электронном микроскопе. II. Роды *Epithemia*, *Rhopalodia* 515

Е. В. Николаев. Род *Fraxinus* (*Oleaceae*) во флоре Средней Азии и Казахстана 519

СООБЩЕНИЯ 531

И. М. Кислюк. Теплоустойчивость фотосинтеза и движения протоплазмы в листьях огурца и дыни. (531). — **Т. А. Крупникова, Ю. С. Смирнов.** Содержание фенольных соединений в растениях в зависимости от снабжения бором. (536). — **В. Г. Харитонов.** Диатомовые водоросли озера Майорского (Анадырский район). (542). — **В. В. Рапота, Ю. П. Кожевников.** К флоре юго-восточной части гор Бырранга (Таймыр). (549). — **Д. И. Берман, В. А. Брюханов, В. Г. Гельман, Е. И. Короткова.** Пространственное размещение и взаимоотношения двух доминантов растительного покрова реликтовой степи северо-восточной Якутии. (556). — **В. А. Костина.** Новое местонахождение *Cochlearia officinalis* (*Brassicaceae*) на Кольском полуострове. (559). — **В. В. Туганаев, Т. П. Ефимова.** Палеоагроэтноботанические исследования в бассейне реки Чепцы Удмуртской АССР (X—XIV вв. н. э.). (561). — **С. Н. Шереметьев.** Интенсивность транспирации и ее временна́я организация у мужских и женских особей *Pistacia vera* (*Anacardiaceae*). (565). — **В. Д. Никольская.** Харофиты из аральской свиты Восточного Казахстана. (572).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 578

Л. В. Аверьянов. Новый вид ро́да *Lysiella* (*Orchidaceae*) с Центрального Тянь-Шаня. (578). — **А. А. Мулдашев.** Новый род *Phaeostigma* (*Asteraceae*) из Восточной Азии. (584).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 589

А. А. Джубанов. О находках *Turgenia latifolia* (*Apiaceae*) в Уральской области. (589). — **Б. Б. Намзалов.** *Potentilla gracillima* (*Rosaceae*) — новый вид для флоры СССР. (590). — **Г. В. Железнова, А. Н. Лавренко.** О новых для острова Вайгач видах растений. (592).

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА 595

Е. Е. Гогина, В. С. Новиков, А. К. Скворцов, В. Н. Тихомиров. О кадастре ботанических объектов, нуждающихся в охране на территории Московской области. (595).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 601

Н. И. Караева, И. В. Макарова. *Р. Симонсен.* Система диатомовых водорослей: Мысли о филогении. 1979. (601). — **Н. Н. Забинкова, М. Э. Кирпичников.** *Карл Бергер* (Редактор). Микологический словарь на 8 языках. 1980.

(610). — **С. И. Глуздаков.** *Л. И. Малышев*, *Г. А. Пешкова*. Нуждаются в охране — редкие и исчезающие растения Центральной Сибири. 1979. (612). — **Б. М. Миркин.** (*Рецензия*). Биогеоценологические исследования на сеяных лугах в Восточно-Европейской тундре. 1979. (614).

ХРОНИКА 618

Н. С. Водопьянова. Годичная сессия научного координационного совета по проблемам ботаники Сибири и научная конференция «Исследование растительного мира Сибири нетрадиционными методами» (Новосибирск, 13—14 V 1980). (618).

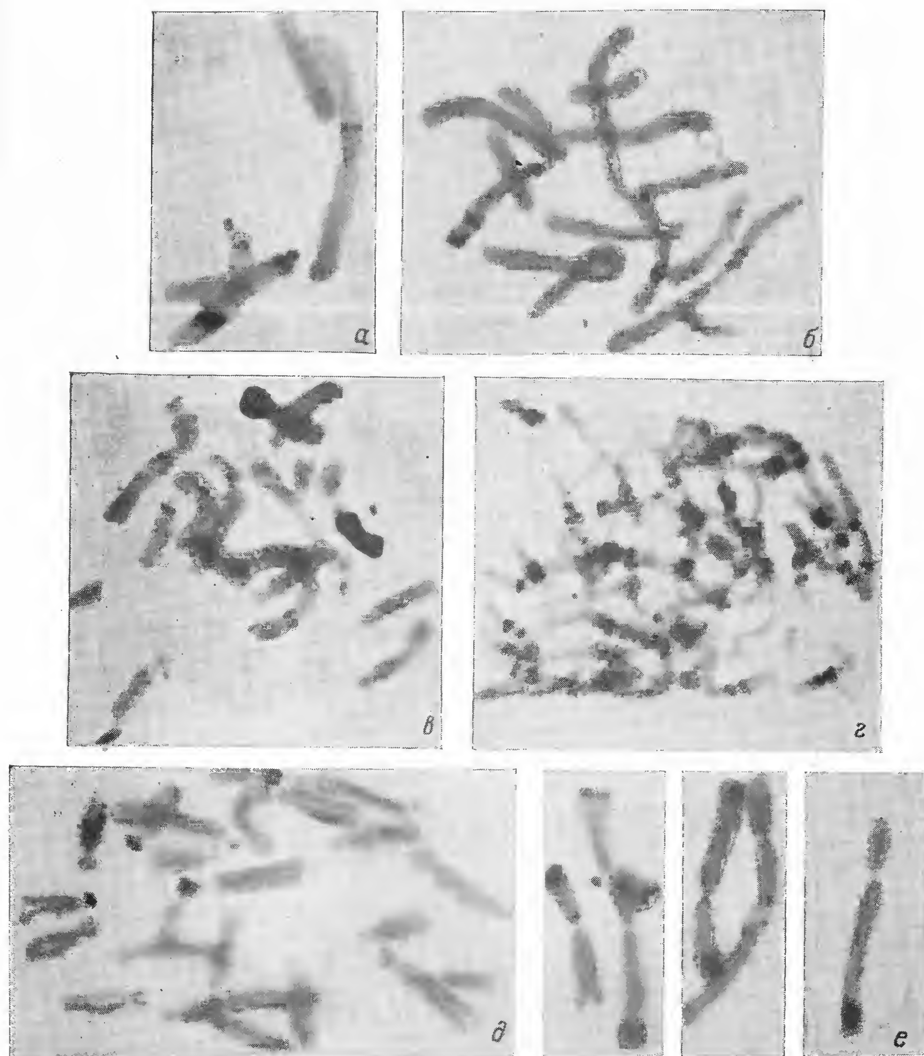


Рис. 3. Фрагменты метафазных пластинок с гетерохроматиновыми сегментами на хромосомах видов из родов *Galanthus* и *Leucojum*, окрашенных по методу Гимза.

а — *Galanthus nivalis*, Виденский р-он, НРБ; *б* — *G. bortkewitschianus*, *в* — *G. woronowii*, *г* — *G. lagodechianus*, *д* — *Leucojum pulchellum*, *е* — *L. vernum*.

К ст. Н. И. Караевой, с. 515

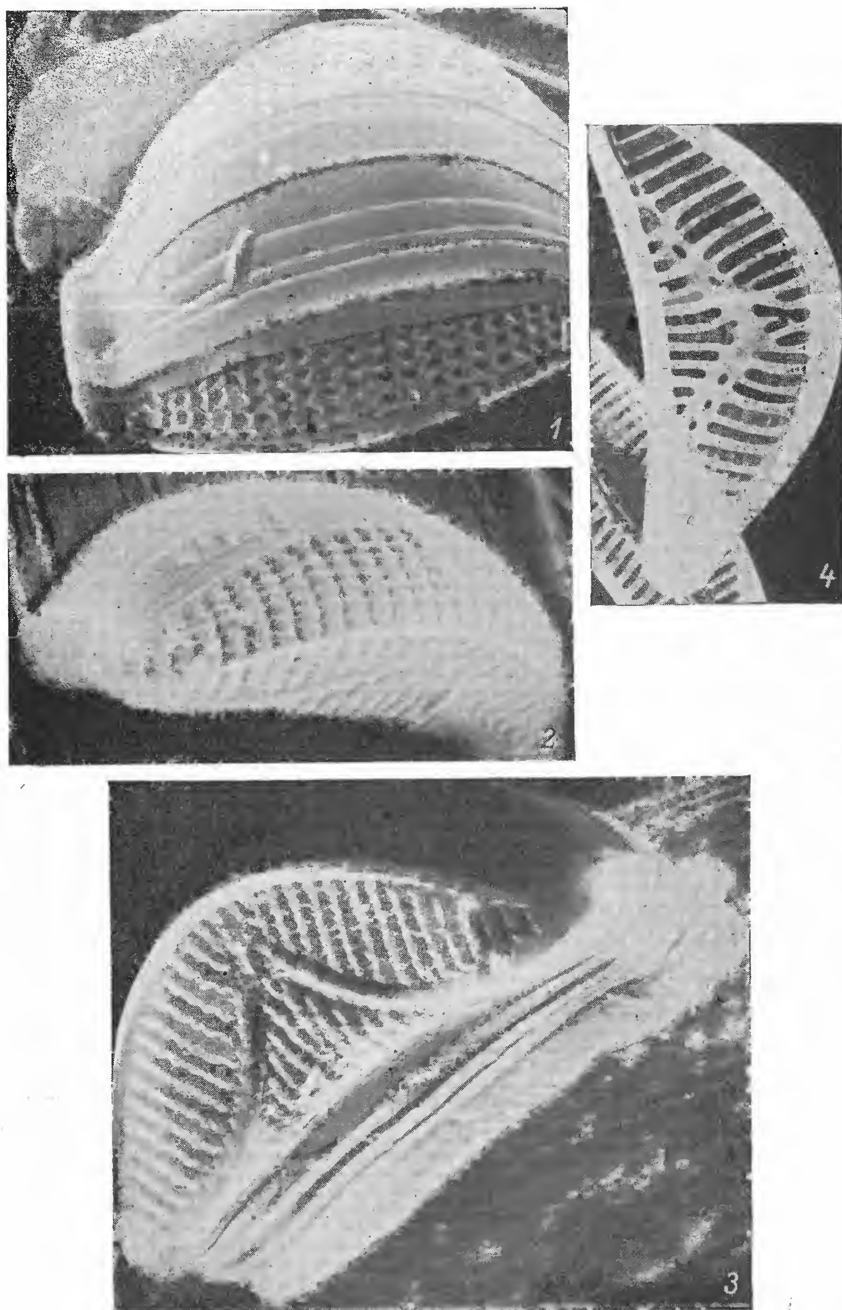


Рис. 1. *Epithemia sorex* (СЭМ).

1 — панцирь со спинной стороны, ×4140; *2* — панцирь, ×5000; *3* — панцирь с брюшной стороны, ×4500; *4* — створка, внутренняя поверхность, ×3535.

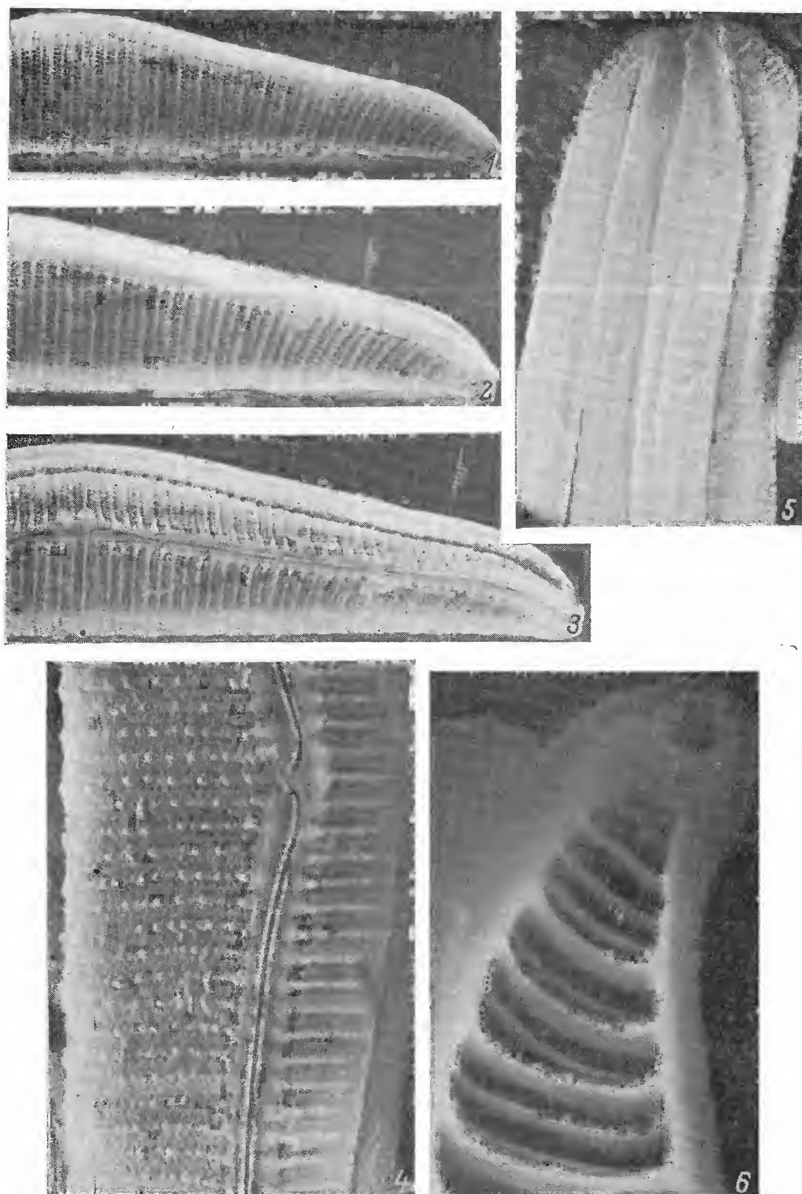


Рис. 2. *Rhopalodia gibba* var. *ventricosa* (СЭМ).

— створка, угол наклона 5°; *2* — то же, 20°; *3* — то же, 40°; *4* — средняя часть створки, наружная поверхность; *5* — конец панциря; *6* — конец створки, внутренняя поверхность. Увел.: *1—3* — 3000; *4* — 5000; *6* — 18 000.

К с. 516

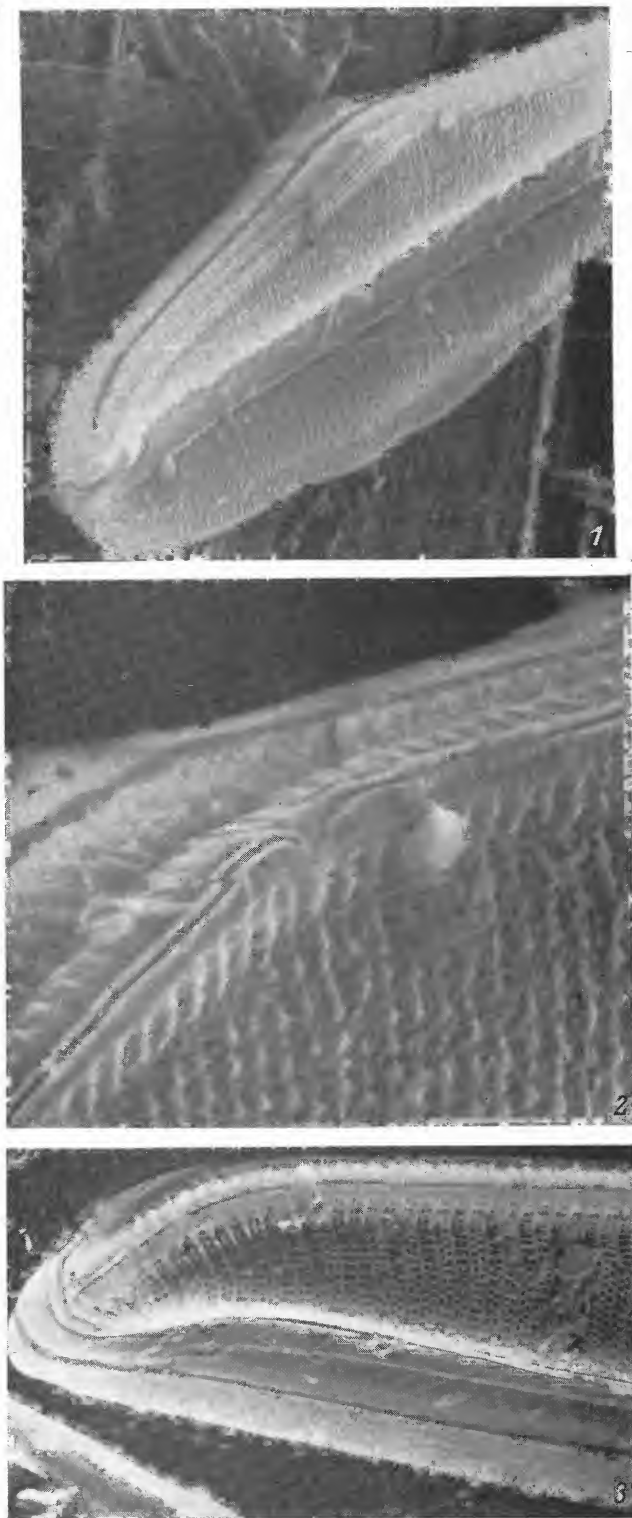


Рис. 3. *Rhopalodia gibba* var. *ventricosa* (СЭМ).
1 — часть панциря; *2* — то же, деталь; *3* — конец панциря.
Увел.: *1* — 3000, *2* — 10 000, *3* — 4000.

К с. 516

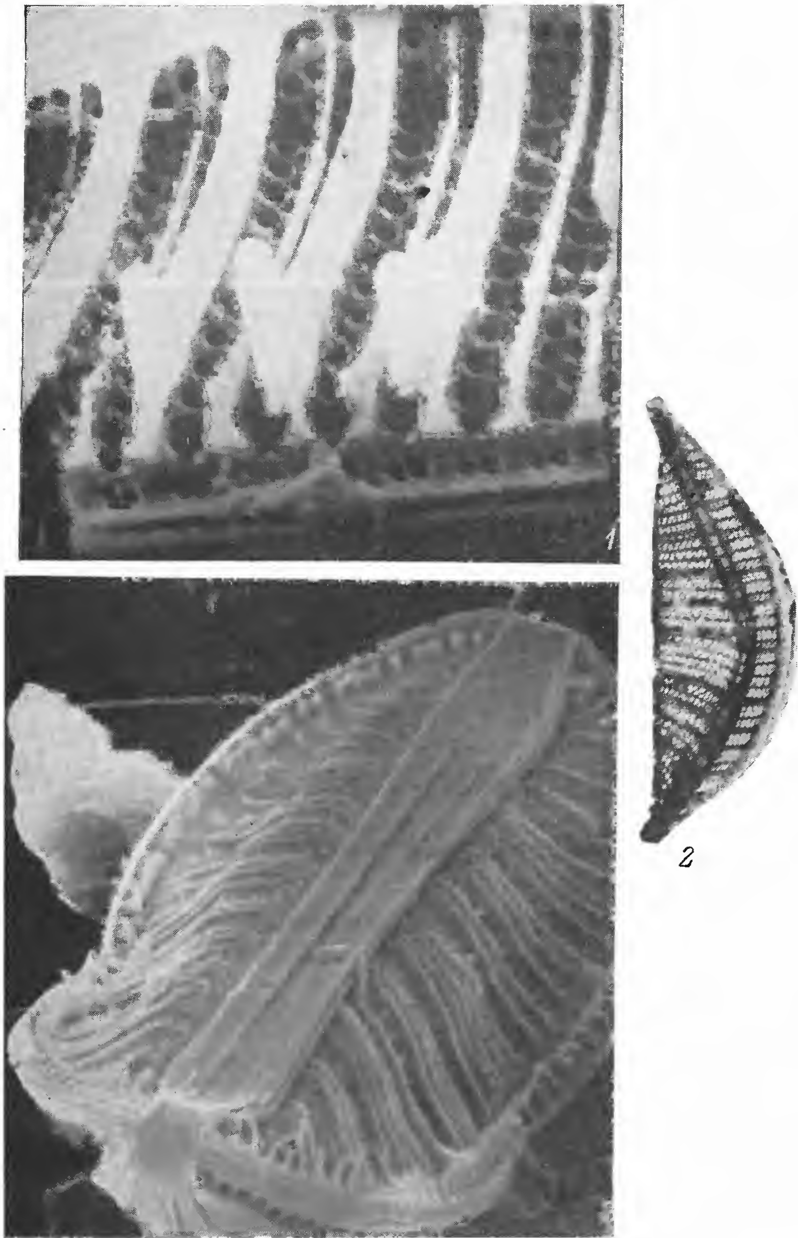


Рис. 4. *Rhopalodia gibba* var. *ventricosa* (*1*), *Rhopalodia musculus* var. *succincta* (*2*, *3*).
1 — часть внутренней поверхности створки (удален загиб спинной стороны), ×21 000; *2* — створка, ×4000; *3* — панцирь с брюшной стороны, ×6000. *1*, *3* — СЭМ; *2* — ТЭМ.

К с. 516

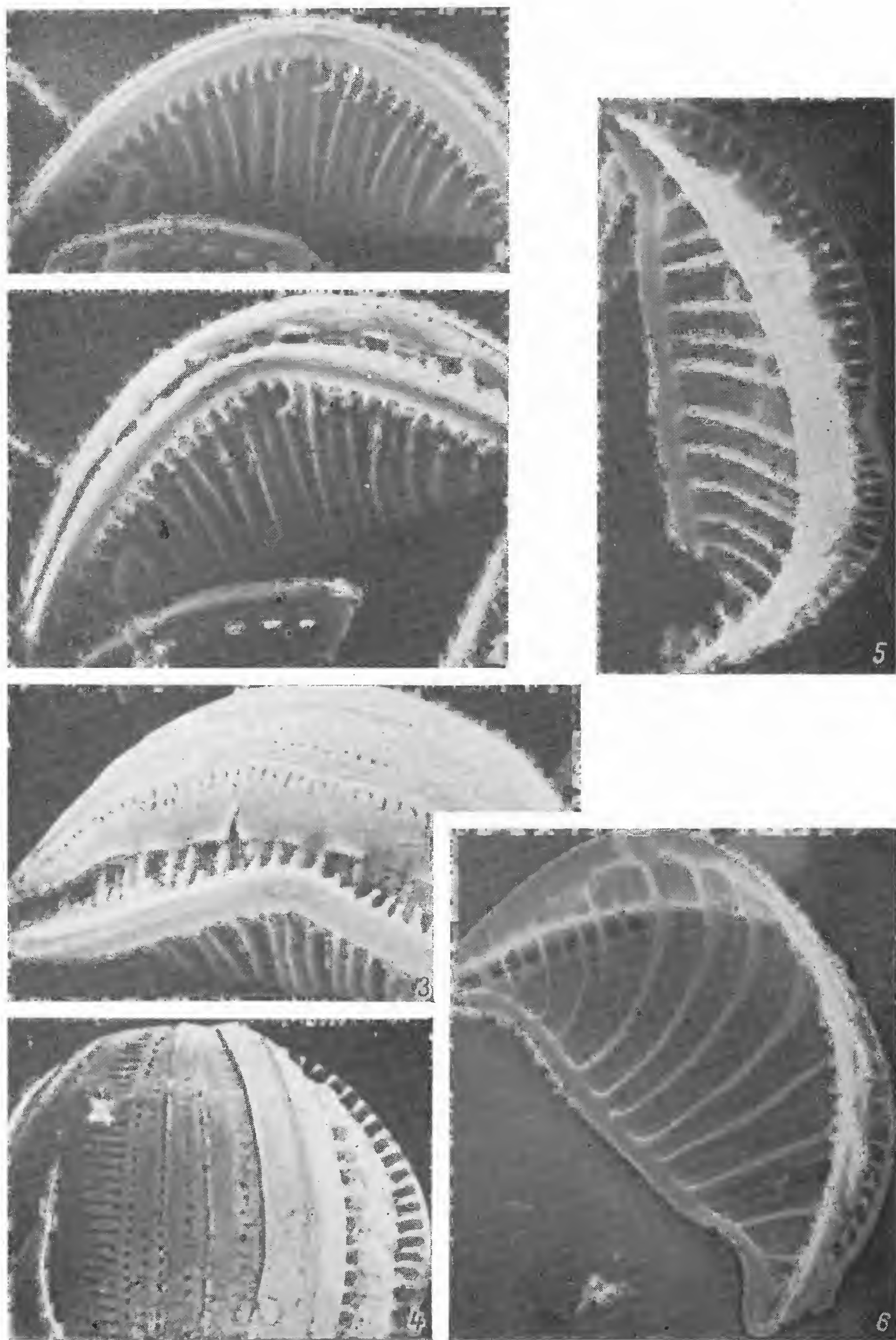


Рис. 5. *Rhopalodia musculus* var. *succincta* (СЭМ).

1 — панцирь, угол наклона 0°; *2* — то же, 18°; *3* — то же, 60°; *4* — часть панциря со спинной стороны; *5* — внутренняя поверхность створки и наружная поверхность загиба; *6* — внутренняя поверхность створки.

Увел.: *1—3* — 5700; *4* — 5800; *5* — 5400; *6* — 8000.

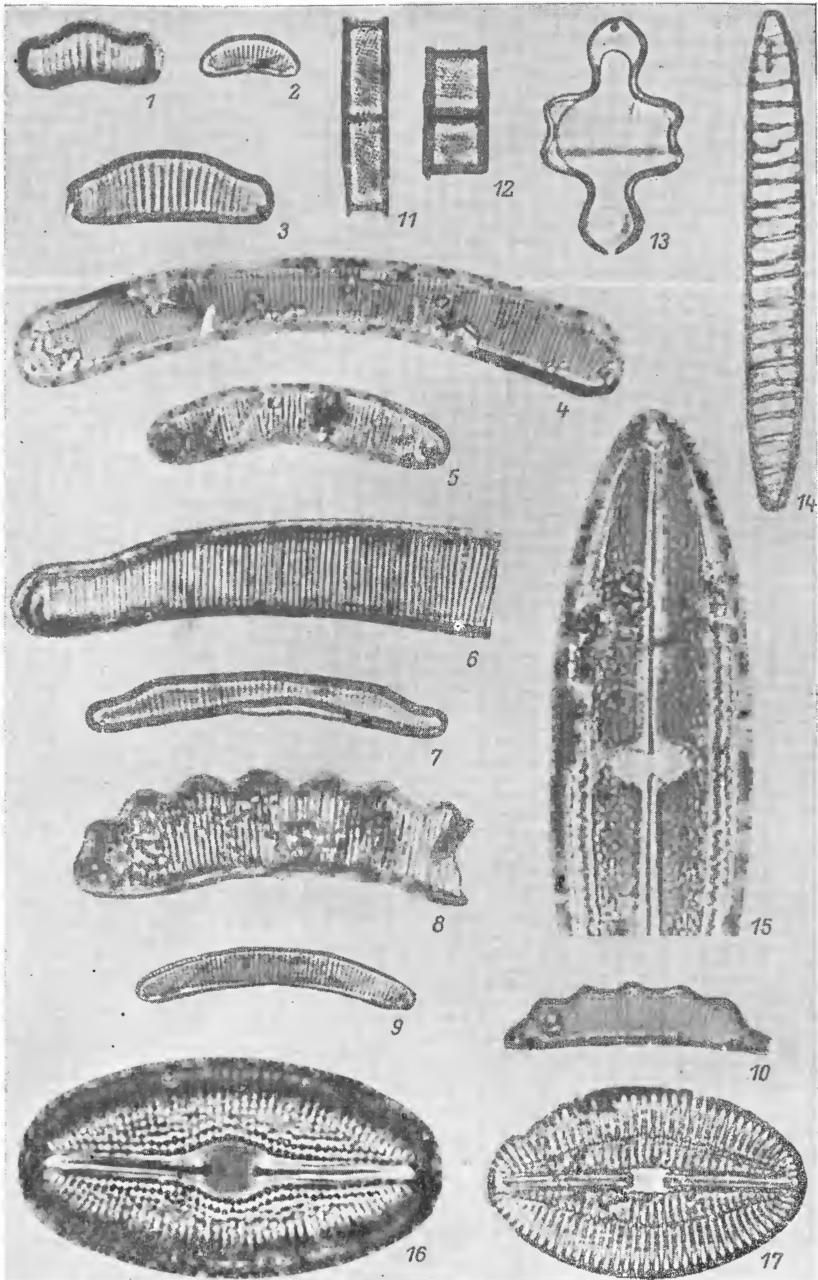


Рис. 1. Характерный комплекс диатомей бентоса оз. Майорского. ×900.

1, 2 — *Eunotia praerupta* var. *praerupta*; *3* — *E. praerupta* var. *inflata*; *4, 5* — *E. parallela*; *6* — *E. pectinalis* var. *pectinalis*; *7* — *E. pectinalis* var. *ventralis*; *8* — *E. robusta* var. *robusta*; *9* — *E. lunaris* var. *lunaris*; *10* — *E. polyglyphis*; *11, 12* — *Melosira italica* var. *italica*; *13* — *Tetracyclus emarginatus*; *14* — *Diatoma hiemale* var. *hiemale*; *15* — *Neidium iridis* var. *iridis*; *16* — *Diploneis elliptica* var. *elliptica*; *17* — *D. finnica* var. *finnica*.

К с. 548

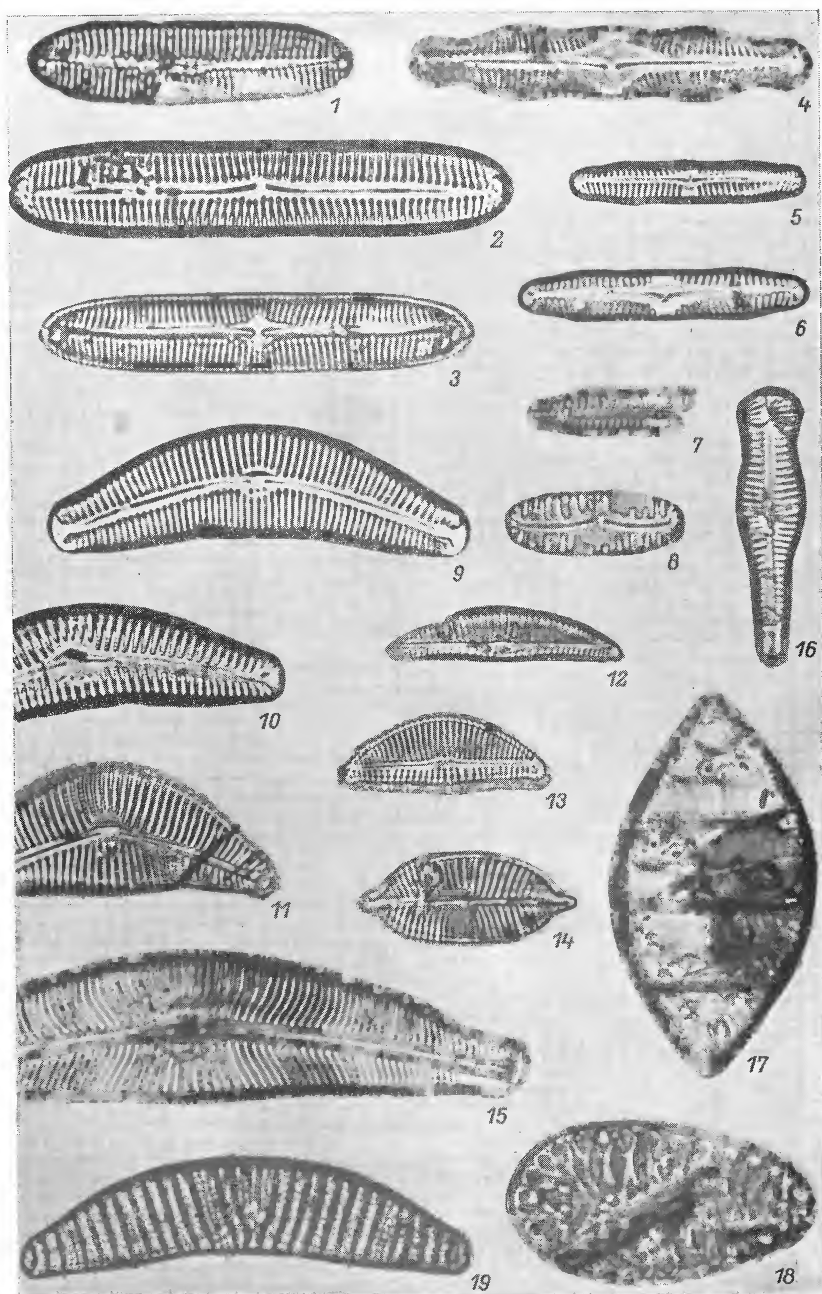


Рис. 2. Характерный комплекс диатомей бентоса оз. Майорского. ×900.

1 — *Pinnularia viridis* var. *viridis*; *2* — *P. viridis* var. *intermedia*; *3* — *P. rangoonensis*; *4* — *P. mesolepta*; *5—7* — *P. subcapitata* var. *subcapitata*; *8* — *P. borealis* var. *borealis*; *9—11* — *Cymbella cistula*; *12* — *C. hebridica*; *13* — *C. ventricosa* var. *ventricosa*; *14* — *C. obtusiuscula*; *15* — *Cymbella* sp.; *16* — *Gomphonema constrictum* var. *constrictum*; *17* — *Cymatopleura elliptica* var. *elliptica*; *18* — *Surirella* sp.; *19* — *Epithemia turgida* var. *turgida*.

1 р. 50 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1981, т. 66, вып. 4, 465—624